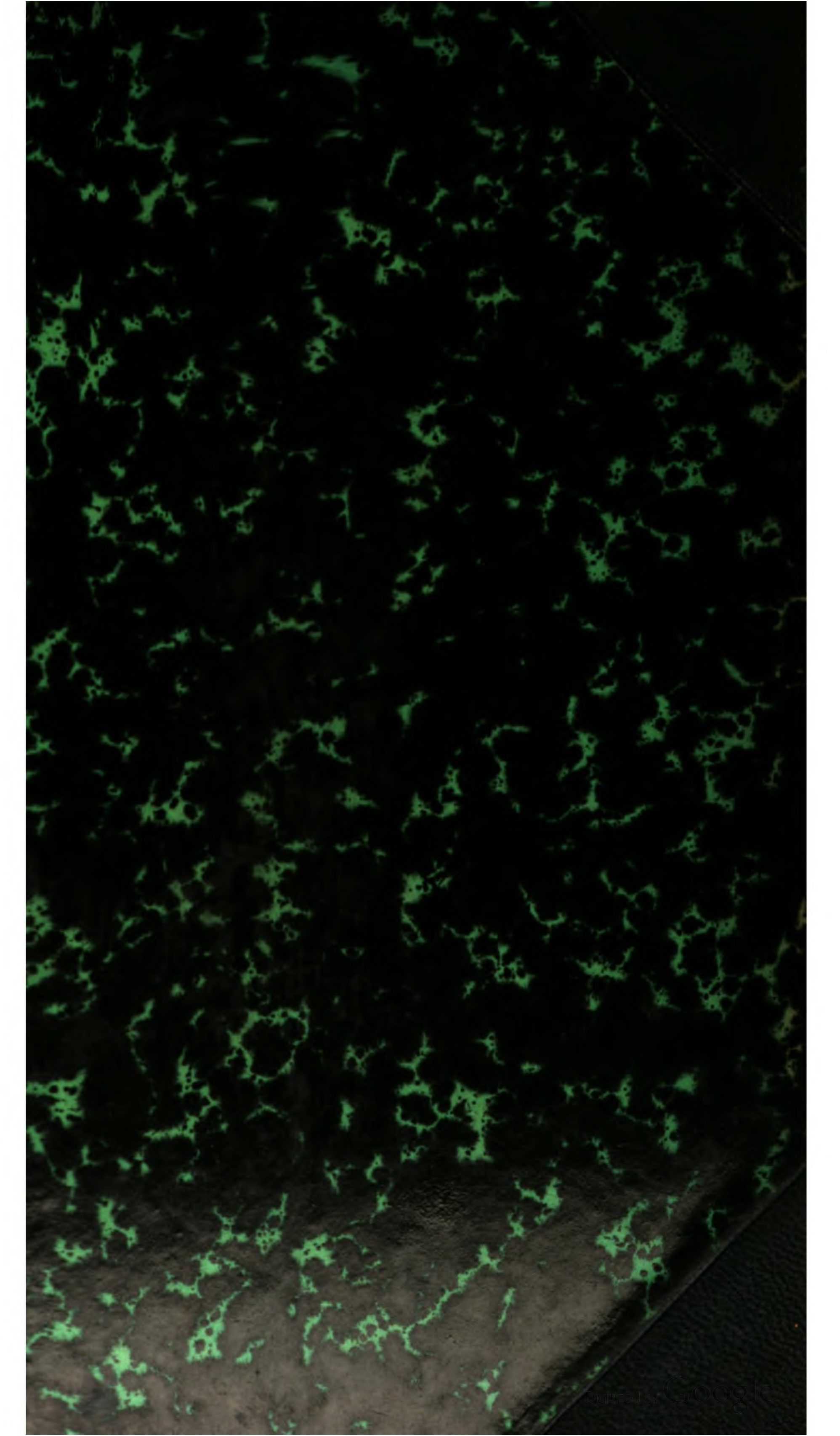




Zeitschrift

für

Allgemeine Physiologie

Herausgegeben von

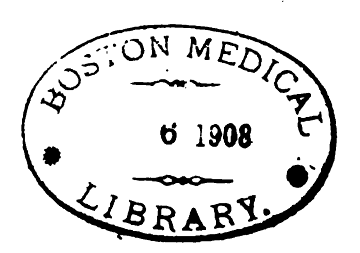
Max Verworn
Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts
an der Universität Göttingen

Siebenter Band

Mit 16 Tafeln und 24 Figuren im Text



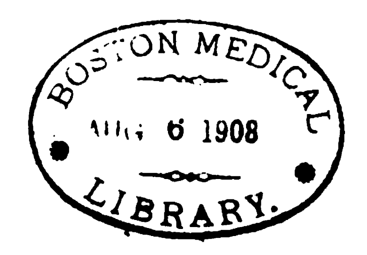
Jena
Verlag von Gustav Fischer
1908


BOSTON MEDICAL
6 1908
LIBRARY.

Inhalt.

A. Originalarbeiten.

B. Referate.



Reizversuche an Süsswassermedusen.

Von **Otto Maas.**

(Der Redaktion zugegangen am 12. Oktober 1906.)

Im Juli 1905 wurden, wie von anderer Seite bereits berichtet (Biol. Zentralbl. XXV S. 605) im Victoria regia-Bassin des hiesigen botanischen Gartens die von London, Lyon usw. aus gleicher Umgebung bekannten Süßwassermedusen Limnocodium Sowerbyii aufgefunden und im zoologischen Institut weiter untersucht. Die Tiere hielten sich in gewöhnlichen Aquariumsgläsern sehr gut und lange im Gegensatz zu ihren marinen Verwandten. Dies legte mir den Gedanken nahe, sie zu Regenerationsversuchen zu verwenden und auch physiologische Experimente, besonders verschiedenartige Reizungen an ihnen nachzumachen, die bisher immer an marinen Formen angestellt worden sind, wo man durch schnelles Zugrundegehen des Materials sehr behindert ist. Auch in der Frage der Einwirkung von Salzen auf die Kontraktionen des ganzen und des randlosen Schirms ließ sich einiger Aufschluß erhoffen bei dem Gegensatz des natürlichen Mediums hier zu den in dieser Frage bisher ausschließlich studierten marinen Medusen.

Das Material war zuerst sehr reichlich und konnte in der verschiedensten Weise ausgenutzt werden; nahm aber dann rapid ab und verschwand Ende Juli vollständig. Die Versuche drängten sich darum auf sehr kurze Zeit zusammen; sie sollten zunächst mehr zur Information dienen, und tragen einen fragmentarischen Charakter. Ich hatte gehofft, sie dieses Jahr auf Grund der vorjährigen Erfahrungen nach besonderen Richtungen fortsetzen zu können. Es sind aber heuer die Medusen ausgeblieben, und es ist bei dem eigenartigen Vorkommnis auch nicht abzusehen, ob sie so bald wieder

auftreten werden. Darum habe ich die Versuche jetzt trotz ihrer Unvollständigkeit zusammengestellt, in der Hoffnung, daß sie mit den bisher an marinen Formen ermittelten Tatsachen zusammengehalten, doch nicht ohne Bedeutung sind; ich beschränke mich aber auf die Mitteilung der Ergebnisse und sehe von Vergleichen und weiter ausgreifenden Folgerungen ab.

Mechanische Reize.

Mechanische Reizung verschiedener Art wurde an intakten Exemplaren und an solchen versucht, bei denen der Schirmrand mitsamt dem Nervenring exzidiert war, um dadurch, in der Weise von EIMER, ROMANES u. a., über die Bedeutung dieses „Zentralnervensystems‘, Aufschluß zu erhalten. Ferner wurden zur Kontrolle Exemplare benutzt, bei denen noch kleine Schirmrandreste stehen geblieben waren. Die Reizung geschah durch Berührung mit der Nadel, einem Pinselhaar oder durch Pipettieren. Bei taktilen Reizen wurde die größere Reizbarkeit der Hauptradien (Radiärkanäle) gegenüber den Interradien, ferner die Reizbarkeit vom Magen aus geprüft.

Intakte Exemplare und solche mit Schirmrandresten zeigen die „scheinbare Spontaneität“ der Bewegungen; d. h. die Glocke kontrahiert rhythmisch, auch ohne daß ein besonderer Reiz ersichtlich wäre; doch ist ein solcher für den im hohen Grade empfindlichen Schirmrand der Meduse im Wasser alsdann stets gegeben. Bei eintretender Ruhe löst ein Berührungsreiz von jeder Stelle, auch vom Magen her, rhythmische Kontraktionen der Glocke aus. Die schirmrandlosen Exemplare machen keine „spontanen“ Bewegungen mehr, weil sie eben nur mehr gegen stärkere Reize empfindlich sind, wie es auch YERKES annimmt; doch genügt alsdann ein einmaliger Anreiz, um rhythmische Kontraktionen (nicht bloß eine einmalige) hervorzurufen. Es steht dies scheinbar im Widerspruch zu neueren Angaben, besonders BETHES, wonach ein einmaliger Reiz bei randlosen Medusen auch nur eine einmalige Kontraktion hervorrufen soll. Ich habe darum zunächst daran gedacht, daß kleine Schirmrandstücke noch stehen geblieben wären. Nach besonderer Prüfung unter dem Mikroskop war dies aber nicht der Fall; auch habe ich zur Kontrolle in einzelnen Fällen absichtlich zuerst ein kleines Schirmrandstückchen noch belassen, gereizt; dann dieses letzte Stückchen noch unter der Präparierlupe entfernt, und nachher doch die angegebene Wirkung erzielt. Die Erklärung liegt vielleicht darin, daß die

scheinbar einmalige Erregung doch in Wirklichkeit nicht einmalig, sondern von einiger Dauer ist; auch dauern die betreffenden rhythmischen Kontraktionen der Glocke nicht so lange an, wie die typischen, sondern erschöpfen sich bald unter starker Verlangsamung.

Die einzelnen Versuche zeigen folgendes:

A. Mittelgroßes Exemplar mit Schirmrandrest von etwa drei Tentakeln, schlägt rhythmisch „spontan". Nach Entfernung des Randes zuerst völlige Ruhe, schwere Reizbarkeit; dann nach

Abwarten von							
5 Min.	Berührung,	Latenzzeit	10 Sek.,	dann	7 Pulsat.	die letzten jeweils deutlich verlangsamt.
20 „	„	„	7 „	„	15 „	
30 „	„	„	10 „	„	12 „	
später	„	„	12 „	„	8 „	
	„	„	15 „	„	10 „	

Der Reiz wirkt leichter perradial (entlang den Radiärkanälen) als interradial.

B. Großes Exemplar, ohne Schirmrand.

Perradiale Berühr. nach 2 Sek.	30 Kontraktionen, bei der 11. auch Magen kontrahierend	die letzten stets verlangsamt.
Interrad. Berührung, längere Latenzzeit.	20 Kontraktionen, bei der 10. Magen einsetzend	
Magenberührung	Magenkontraktion und dann 24 Pulsationen	

C. Kleines Exemplar, ohne Rand.

Pipettierreiz,	6 Pulsationen	jeweils die letzten verlangsamt.
verschiedene Berührung	6—8 „	

D. Sehr kleines Exemplar, ohne Randberührung	8—10 Pulsat.	(durch NaCl (s. u.) schnelle Pulsat. erreichbar.

E. Mittleres Exemplar, laut mikroskopischer Kontrolle randlos; frisch.

Berührung vom Radiärkanal Berührung vom Magen	aus	langsam rhythmische Pulsat. (1 pro Sek.), die ohne weiteren Reiz lange andauern.

Dasselbe Exemplar nach 24 Stunden:

Berührungsreiz	5 Kontraktionen	die letzten verlangsamt, dann Ruhe; keine „Spontaneität".
„	9 „	
„	8 „	
Pipettierreiz	8—10 „	

F. Intaktes großes Exemplar, lebhaft „spontan" pulsierend. Nach Schirmrandexzision Ruhe (Schock).
Nach 15 Min. perradiale Berührung, fast sofort 5—6 schwache Kontraktionen.
Nach 15 „ interradiale „ Latenzzeit, dann 5—6 schwache Kontraktionen.

G. Da bei kleineren Exemplaren die stärkeren unregelmäßigen Kontraktionen des herabhängenden Magens die rhythmischen Pulsationen des flachen Glockenteiles verdecken, so wird an einigen Exemplaren nach der Exzision des Schirmrandes auch der Magen, soweit er herunterhängt, mit der Schere entfernt. Die einzelnen Teile zeigen dann ein verschiedenes Verhalten.

Der Schirmrand allein bewegt sich zunächst „spontan" wie eine ganze Meduse, er rollt sich leicht spiralig zusammen; auch sind die Kontraktionswellen, wie bei verletzten Exemplaren, mitunter unregelmäßig in seinen verschiedenen Teilen („heterochron"); doch gleicht sich dies bald aus und die Pulsationsfähigkeit bleibt lange erhalten. Über die Unterschiede von Schirmrand und randloser Glocke gegenüber Reizen gibt folgende Tabelle Aufschluß:

	Schirmrand allein	Glocke allein	Magen allein
ohne Reiz	rhythm. Pulsat.	Ruhe	Ruhe
Berühr.- und Pipettierreiz	„ „	mehrere Pulsationen	einmalige Kontraktion
Nach 24 Std. spontan und auf Reize	„ „	auf taktile Reize 10 bis 15 Pulsationen, auf Pipettierreiz bis 30 Pulsationen, dann jeweils Ruhe	tot

(Hierher auch die sehr zahlreichen „spontanen" Pulsationen bei der Nachwirkung des galvanischen Stromes (s. u. p. 13).

Chemische Reize.

Weitere Versuche galten chemischer Reizung, insbesondere der Wirkung von Natrium und Kalium. JACQ. LOEB nimmt bekanntlich rhythmusanregende Ionen (Na) und rhythmushemmende (bes. K u. Ca) an, nachdem er bei seinen Versuchen mit randlosen Medusen (*Gonionemus*) solche Stücke wieder in isotonischer Kochsalzlösung zum Schlagen brachte, umgekehrt dagegen den sonst pulsierenden Rand in einer viel K und Ca haltenden Lösung zum Stillstand zwang. Laut BETHE ist er mit dieser Folgerung zu weit gegangen; auch K wirkt nach dessen Versuchen an mehreren Medusenspezies (bes. *Olindias*) zuerst reizend; der Stillstand bei K beruht nicht auf Mangel an Anregung, sondern auf direkter Lähmung; fast jede Veränderung in der verhältnismäßigen Zusammensetzung des Seewassers gibt nach ihm Veranlassung zu rhythmischen Kontraktionen. HERBST hat gefunden, daß die Pulsationen der kleinen Meduse *Obelia* in Na-freien und K-freien sowie auch Ca-freien Seewassermischungen aufhören und sich in normalem Seewasser wieder einstellen. Er betont die Notwendigkeit der Na- und K-Ionen für die Muskelkontraktion und des Ca für die Beweglichkeit überhaupt. In einer neuen Mitteilung (1906) gibt LOEB an, daß die normalen Bewegungen einer Meduse (*Polyorchis*) nur bei Vorhandensein von Mg möglich seien. Er kommt darauf zurück, daß er früher gezeigt habe, daß Mg und Ca bei *Gonionemus* die rhythmischen Bewegungen aufheben, die von ClNa erzeugt werden. Bei *Polyorchis* werden gerade durch Ca Pulsationen der randlosen Medusen ausgelöst, jedoch durch Mg, das zur Kontraktion der intakten nötig ist, hintangehalten. Die randlose *Polyorchis* ist von *Gonionemus* auch darin verschieden, daß sie in NaCl-Lösung nicht zu pulsieren beginnt. Es bestünden also schon zwischen marinen Formen wesentliche Verschiedenheiten im chemisch-physiologischen Verhalten.

Die vorliegende Süßwassermeduse steht im System *Gonionemus* und *Olindias*, den von LOEB und BETHE verwandten Objekten, sehr nahe; da wir es hier mit einem Tier zu tun haben, dessen normales Medium von NaCl frei ist, so haben die Versuche mit NaCl-Zusatz besondere Bedeutung; sie geschahen in verschiedenen Modifikationen:

1. durch Überführen in physiologische Kochsalzlösung;

2. durch lokale Applikation von NaCl-Kristallen;
3. durch Übertragen in eine stärkere NaCl-Lösung und
4. in Kombination und Abwechslung mit K-Zusatz.

1. Überführen in physiologische Lösung von verschiedener Temperatur.

A. Intakte und frische Exemplare in physiologische Lösung gebracht, zeigen unregelmäßige und hastige Kontraktionen; die Glocke bleibt bei diesen Kontraktionen verhältnismäßig länger geschlossen als bei normalen. Die Kontraktionen werden in verschiedenen Radien ungleich („heterochron"), die Neigung zur Kontraktionsstellung der Glocke überwiegt; es tritt Starre ein und nach 1—2 Stunden sind sämtliche Exemplare abgestorben.

B. Weitere intakte Exemplare wurden kürzere Zeit (bis 10 Min.) in der physiologischen Kochsalzlösung gelassen; sie zeigten dabei die oben erwähnten Zuckungen und die Starre und wurden dann zur Erholung in gewöhnliches Wasser gebracht. Die Kontraktionswellen laufen zuerst noch unregelmäßig, oft abwechselnd in verschiedener Richtung um den Schirm herum, oft gegeneinander am selben Schirm; erst allmählich stellt sich synchrone und ruhige Pulsation ein.

C. Kontrollexemplare pulsieren viel langsamer und regelmäßig. Da das natürliche Wasser sehr warm ist (über 24°, Victoria regia-Bassin), so werden andere Kontrollexemplare in anderes Wasser von der gleichen Temperatur der physiologischen Lösung (17—20°) gebracht, doch zeigen sich dabei die erwähnten Erscheinungen nicht, auch nicht im kalten Leitungswasser (10°); hier tritt bei plötzlicher Überführung vorübergehend ein Aufhören der Pulsationen ein; doch nehmen diese gleich wieder ihren normalen Rhythmus auf, und die Tiere erhalten sich bis zu einer Woche am Leben. Das Leitungswasser erwärmt sich allmählich auf Zimmertemperatur.

D. Exemplare mit ausgeschnittenem Schirmrand zeigen in physiologischer Lösung die gleichen krampfhaften Kontraktionen wie oben für die intakten beschrieben. Im normalen Wasser tritt Erholung ein; ein Exemplar mit minimalem Schirmrandreste reagiert zuerst wieder; die anderen gänzlich randlosen verharren noch einige Zeit (bis zu mehreren Stunden!) reak-

tionslos. Nach 24 Stunden antworten sie sämtlich wieder auf Berührungsreize sowohl vom Magen als vom verletzten Rand aus und zwar mit zahlreichen rhythmischen Kontraktionen.

E. Abgeschnittene Schirmränder in physiologische Lösung gebracht, kontrahieren zuerst noch rhythmisch und werden dann nach vorübergehenden Zuckungen unbeweglich.

2. NaCl lokal appliziert, mit dünner Pipette oder Nadel in das Wasser auf die Meduse gelegt.

A. Intakte Exemplare, zuerst hastig und unregelmäßig kontrahierend (Stelle des Auflegens gleichgültig); dann rhythmisch kontrahierend mit Neigung zu geschlossener Glocke. Ebenso auch bei wiederholter Applikation (Salzkörnchen unterdessen im Wasser aufgelöst). Bei stärkerem Anstreuen zuerst Beschleunigung des Rhythmus; dann Absterben in Krampfstellung. Hier wie in anderen Versuchen erscheint die Neigung zur Krampfstellung der Glocke, die ich als „tetanoide“ Stellung bezeichnen möchte, bemerkenswert, wegen der von Bethe u. a. A. mit dem Herzen angenommenen Analogien.

B. Ein (nicht mit Sicherheit) randloses Exemplar macht nach Auflegen zuerst hastige Kontraktionen; dann folgen bei fast geschlossener Glocke zahlreiche, sehr kleine Pulsationen. Bei stärkerem Anstreuen folgen lebhafte, aber sehr kleine (nur noch mikroskopisch wahrnehmbare) Pulsationen bei fast zusammengekrampfter Glocke, dann Absterben wie oben, in noch kürzerer Zeit.

C. Drei kontrolliert randlose Exemplare (früher auch in physiologischer Lösung verwandt s. o. p. 6 D) antworten nach weiteren 24 Stunden (also nach 2 Tagen nach Exzision des Randes) mit kleinen rhythmischen Kontraktionen (s. auch KCl); ebenso sind noch am dritten Tage Pulsationen deutlich.

3. NaCl in stärkerer als physiologischer Lösung (1 % und weiterer flüssiger Zusatz).

A. Schirmrandlose Exemplare, die sofort nach der Operation bei Salzauflegung nur Magenkontraktion, keine rhythmische Glockenpulsation zeigen, machen 5 Stunden nach der Operation in 1 % Lösung übergeführt gute Pulsationen aber in beschränkter Zahl (8—10); nach Erholung in gewöhnlichem

Wasser am anderen Tage in NaCl-Lösung zahlreiche Pulsationen.

B. An drei größeren Exemplaren wurde der Schirmrand ausgeschnitten und der herabhängende Teil des Magens entfernt, damit nicht dessen Kontraktionen die rhythmische Pulsation stören.

NaCl-Lösung wirkt auch gleich nach der Operation; Pulsationen kleiner und schneller als bei taktilen Reizen.

C. Alkoholeinwirkung nach Überführung in gewöhnliches Wasser, durch Einträufeln mit Pipette; löst sowohl am abgetrennten Schirmrand wie am Mittelstück lebhafte Kontraktionen aus; dann Ruhezustand. Auf taktile Reize keine oder nur ganz schwache Reaktion (letztere nur am Schirmrand). Am anderen Tage bei erneuter Einwirkung von NaCl in Lösung pulsiert sowohl Rand wie Glocke wieder.

4. NaCl und KCl alternierend angewandt, durch Einbringung der Kristalle ins Wasser resp. Auflegen.

A. Orientierungsversuch an den drei schon früher benützten randlosen Exemplaren (s. o.), die auf NaCl pulsieren. Bei KCl-Zusatz wurden die Pulsationen eingestellt; da es der dritte Tag nach der Operation ist, so könnte vermutet werden, daß die Stücke nur noch geringe Lebensfähigkeit haben und das Aufhören auch von selbst erfolgt wäre; doch treten nach Erholung im normalen Wasser noch am nächstfolgenden Tage (4 Tage nach Exzision des Schirmrandes!) bei NaCl-Zusatz deutliche Pulsationen ein.

B. Exemplar mit Schirmrandrest, wie ein intaktes pulsierend. Nach Exzision des letzten Schirmrandstückchens tritt Stillstand der Kontraktionen ein; auf NaCl-Zusatz treten die Pulsationen wieder auf, ebenso bei Überführen in KCl, wo zuerst noch der Berührungs(Pipettier-)reiz wirkt; dann aber folgt hier ein Einstellen der Pulsationen! Beim Überführen in gewöhnliches Wasser werden die Pulsationen wieder aufgenommen und bleiben auch zunächst (Pipettierreiz?) beim zweiten Überführen in KCl; dann aber tritt wieder Ruhe ein.

C. Randloses Exemplar, das auf Berührungsreize entsprechend antwortet. Bei KCl-Zusatz (unter Vermeidung des Pipettierreizes) erfolgen 44 rhythmische Kontraktionen (nur etwas durch die Bewegungen des Magens gestört). Bei NaCl-

Zusatz in diesem Zeitpunkt tritt Stillstand ein (Wirkung des vorher gebrauchten KCl?), auch der Magen erscheint gelähmt. Auch nach Überführung in gewöhnliches Wasser bleiben Glocke und Magen längere Zeit reaktionslos.

D. Randstücke, die „spontan" pulsieren, sistieren zeitweilig auf KCl-Zusatz; pulsieren dann wieder. Es folgen größere Pausen abwechselnd mit kleinen Pulsationsperioden.

E. Ein schirmrandloses Exemplar, das mit NaCl pulsiert hat, hört bei KCl sofort auf.

F. Es wird die Einwirkung von KCl vor NaCl versucht an Exemplaren, bei denen Schirmrand und Glocke getrennt waren.

	Normales Wasser	zuerst KCl	dann NaCl	wieder KCl.	normales Wasser
Schirmrand allein	rhythmisch pulsierend	Ruhe	starke Kontraktionen	zuerst wenige Pulsationen, dann Ruhe	nach Erholungspause rhythmisch pulsierend
Glocke ohne Rand	Ruhe	wenige Pulsationen (2—3), dann Ruhe	6—8 Pulsationen	bleibt in Ruhe	Ruhe

Diese Experimente zeigen wohl am besten die Wirkung von KCl, neben anderen mit dem Faradischen Strome (s. u.) an.

G. Intaktes Exemplar zeigt nach KCl-Einwirkung bei 1. Rollenabstand keine Reaktion mehr (s. u. Versuch E u. G).

Elektrische Reizung.

Es wurde zunächst ein Dubois-Reymond'scher Induktionsapparat benutzt. Die Meduse wurde jeweils in eine U-förmige mit Leitungswasser gefüllte Glasröhre übergeführt, die gerade so weit war, daß das Tier darin noch Platz hatte. (S. die Versuche von Cremer Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München 1906). Den beiden Schenkeln des U-Rohrs wurde der Strom mit nicht polarisierbaren Pinselelektroden zu geleitet. Natürlich geben die unten angegebenen verschiedenen Abstände nur einen relativen Wert. Die elektrischen Reizversuche wurden im Physiologischen Institut der Universität angestellt; Herrn Geheimrat von Voit sage ich für diese Erlaubnis

hierzu auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank. Für die freundliche Hilfe in der Anordnung der Versuche bin ich Herrn Kollegen CREMER sehr verbunden.

1. Faradischer Strom:

Bei einem Rollenabstand, wo die Wirkung bei Pinselberührung mit dem Finger gut wahrnehmbar ist, zeigt die Meduse keine Reaktion. Die Reaktion beginnt bei der intakten Meduse erst bei 7 Rollenabstand, bei der randlosen erst bei $2^1/_2$.

		Schließen	Andauerndes Schließen u. Öffnen.
A.	Intaktes Exemplar 7 Abstand	Pulsationen erst nach Latenzzeit auftretend, dann abnorm schnell	Pulsationen zuerst unregelmäßig, dann dem mit der Hand erzeugten Rhythmus folgend.
B.	Exemplar mit exzidiertem Schirmrand; bei $2^1/_2$ Abstand Wirkung beginnend, bei $1^1/_2$	Nach Latenzzeit Einzelzuckung	Zuerst schwache Einzelzuckungen, die nach und nach dem Rhythmus der Hand folgen.
C.	Intaktes Exemplar 7—8 Abstand	Pulsationen nach längerer Latenzzeit, dann hastig, heterochron. Welle in verschiedener Richtung um den Schirm laufend	
D.	Exemplar mit exzidiertem Schirmrand bei 5—3 Abstand	Wirkung auf den Magen (Kontraktion); auf den Schirm überhaupt keine Wirkung erzielbar (absterbend?)	
E.	Exemplar mit exzidiertem Schirmrand nach KCl-Einwirkung	Nur je eine Kontraktion bei $2^1/_2$ Abstand	Wirkungslos (auch NaCl wirkungslos)!
F.	Intaktes Exemplar 8 Abstand	Pulsationen wie oben (A)	Pulsationen im Hammerrhythmus
G.	Dasselbe nach KCl-Einwirkung, zuerst ohne Strom einige hastige Pulsationen, dann auch bei 1 Abstand:	Ohne Reaktion	Wirkungslos!

2. Galvanischer Strom mit nicht polarisierbaren Elektroden.

(Siehe Tabelle S. 12 und 13).

Auch hier treten bei einmaliger Reizung an Exemplaren, denen der Schirmrand exzidiert ist, nicht bloß einmalige Zuckungen. sondern kleine Pulsationsserien auf (Versuch E, F, G, H), allerdings wie früher erwähnt, von nur geringer Zahl der Zuckungen. Auffallend groß ist die Pulsationszahl bei der Nachwirkung nach andauerndem Schließen und Öffnen. Die bei früheren Experimenten (chemischer Einwirkung) beobachtete Krampfstellung der Glocke tritt hier noch deutlicher auf (Versuch A, B, C, D, H); bemerkenswert sind auch die kleinen „flimmernden“ Kontraktionen bei halb oder fast ganz geschlossener Glocke. Drehung von Tentakel und Manubrium bei bestimmt gerichtetem Strom ist von Bancroft beobachtet worden bei *Polyorchis*; auch hier dreht Öffnen resp. Schließen des Stroms das Manubrium in bestimmter Richtung.

Die Exemplare wurden jeweils am Tage des Experimentierens morgens früh aus dem Bassin des botanischen Gartens entnommen und möglichst frisch verwandt. Nach Exzision des Schirmrandes wurde einige Stunden bis zum Beginn der elektrischen Reizung gewartet. Die Temperatur des Wassers in den U-Röhren betrug 20—25°.

Auf die Bedeutung der sog. „tetanoiden“ Kontraktionen, auf die kombinierte Wirkung von elektrischem und chemischem Reiz (erste Serie Versuch E und G), auf die Nachwirkung nach galvanischer Reizung (zweite Serie Versuch E) und andere Fragen hoffe ich nach weiteren Experimenten auch an marinen Medusen eingehen zu können.

2. Galvanischer Strom mit nicht

	Einfaches Schließen	Andauerndes Schließen
A. 21./7. Intaktes Exemplar etwas schlaff, 0,7 Milli-Amp.	Auf ruhende passiv schwebende Stellung folgt sofortige Kontraktion, die rhythmisch weiter geht.	Kontraktion krampfhaft („tetanoid"), Glocke nicht mehr geöffnet, dann Erschlaffen und neue Pulsation
B. 21./7. Frisches großes Exemplar 0,7 Milli-Amp.	Starke Kontraktion und passives Sinken in kontrahiertem Zustand	
C. 22./7. Frisches Exemplar 0,7 Milli-Amp.	Starke Kontraktion mit kleinen Pulsationen, aber Glocke fast geschlossen	Schnelle Pulsation bei kontrahierter Glocke („tetanoid")
D. 25./7. Frisches Exemplar, spontane rhythm. Kontr. (1 pro Sekunde) bei 0,9 Milli-Amp.	Lebhaftere zu Kontraktion der Glocke neigende Kontraktionen, namentlich bei wiederholtem Schließen	Rhythmische kleine Kontraktionen mit halb kontrahierter Glocke. Gelegentlich Erschlaffung.
$E._1$ 25./7. Mit exzidiertem Schirmrand, keine Kontraktion	Rhythm. Kontraktionen 1 pro Sekunde (auf einmaligen Reiz)	Vereinzelte Kontraktionen
$E._2$ 25./7. Gleiches Exemplar, zweite Versuchsreihe	Glocke wie oben, Magendrehung nach der Kathode	Erschlaffung
F. 21./7. Mit exzidiertem Schirmrand, Glocke aufgekrempelt	Glocke wieder herumgekrempelt, keine „spontane" Kontr., aber auf einmal schließen stets mehrere, 5—6, dann Ruhe	Keine besond. notierte Wirkung
G. 25./7. Mit exzidiertem Schirmrand (am Tage vorher zu chem. Reizversuchen benutzt)	Rhythm. Kontraktionen, aber jeweils nur 5—6, dann Ruhe	Unregelmäßige einzelne Kontraktionen
H. 22./2. Exemplar mit exzid. Schirmrand	5—10 rhythm. Kontraktionen der Glocke, Magenreaktion wie oben.	

polarisierbaren Elektroden.

Öffnen nach andauerndem Schluß	Abwechselndes Schließen und Öffnen
Allmähliches Nachlassen der Kontraktionsstellung oder, wenn schon vorher erschlafft, neue Zuckung	Permanente Pulsation, bald im Rhythmus der schließenden und öffnenden Hand
	Stark kontrahiert, kleinste Pulsationen, Glocke passiv sinkend
Erschlaffen der kontrahierten Glocke	Starke Kontraktion mit kaum wahrnehmbaren Pulsationen
Beim Ruhestadium neue Kontraktion	Kontr. folgen zunächst Rhythmus, dann starke Kontraktionen mit kleineren rhythm. Pulsationen u. Sinken, dann wieder rhythmisch, aber stets mit kontrah. Glocke (tetanoid)
Starke Kontraktion	Kontrakt. im Rhythmus der Hand bis zu 3 pro Sek.; nach Aufhören lange Erregung hinterlassend, in Pausen immer wieder Kontraktionen
Lange Nachwirkung, „spontane“ Kontraktionen bis zu 300	
Magendrehung nach der Anode, mehrere (bis 5 Kontraktionen) der Glocke	
Einige rhythmische Kontraktionen	Kontraktion entsprechend dem Rhythmus der Hand, keine Nachwirkung
	Deutl. Krampfstell. m. klein. Zuckung., die v. d. ruhig. Pulsat. verschied. Kontr. entspr. Handrhythm. dann Krampf

	Einfaches Schließen	Andauerndes Schließen
J. 25./7. Schirmrandrest erhalten, auch ungereizt kontrahierend	Rhythm. Kontraktionen, Magendrehung nach der Kathode	Kontraktion und Erschlaffung
K. 25./. Exemplar mit a) einfach und b) doppelt durchtrenntem Schirmrand (unruhiger wie normal, heterochrone Pulsation)	a) normale Kontraktionsreihen oder tetanoide wie oben, b) starke, unregelmäßige heterochrone Pulsationen	Starke Kontraktionen, dann längerer Schluß der Glocke, dann Erschlaffung; dann Wiederholung (Kontrakt., tetanoid. Zustand, Erschlaffung etc.)

München, Zoolog. Institut. September 1906.

Bancroft, F. W., Note on the galvanotropic Reactions of the Medusa Polyorchis penicillata A. Ag. Univ. Calif. Publ. Phys. vol. 2. p. 43—46. 1904.

Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Biedermann, W., Rhythmische, durch chemische Reize bedingte Kontraktionen gestreifter Muskeln. Sitzungsber. Akad. Wien, Abt. III. Bd. 82. 1880. (Ferner ibid. XI Mitt. 1883.)

Eimer, Th., Die Medusen, physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen 1878.

Hertwig, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

Herbst, C., Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. III. Die Rolle der notwendigen anorganischen Stoffe. Arch. Entw.-Mech. XVII, p. 306—520. Taf. 14—17. 1904.

Loeb, J., Studies in General Physiology. University of Chicago Press. 1905. No. XXV*, XXVIII** and XXXIV***.
* (Früher in Festschrift für Fick, Braunschweig 1899) ** früher American Journ. Physiol. III, 1900***. ibid. V. 1900.

— The Stimulation and Inhibitory Effects of Magnesium and Calcium upon the Rhythmical Contractions of a Jelly-fish. (Polyorchis). Journ. Biol. Chemistry. vol. I. p. 427—436. 1906.

Murbach, L., The static function in Gonionemus. Amer. Journ. Phys. vol. 10. p. 201—209. 1903.

Öffnen nach andauerndem Schluß	Abwechselndes Schließen und Öffnen
Magendrehung nach der Anode	Pulsationen im Rhythmus der öffnenden und schließenden Hand
a) leichte Kontraktion b) kaum bemerkbare Wirkung	a) und b) Kontraktion im Handrhythmus bei fast geschlossener Glocke

Romanes, G., Preliminary observations on the locomotor System of Medusae. Philos. Transact. vol. 166. 1876.

— Further observations on the locomotor system of Medusae. ibid. vol. 167. 1877.

Uexkuell, J. von, Die Schwimmbewegungen von Rhizostoma pulmo. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901.

Yerkes, R. M., A Contribution to the Physiology of the Nervous System of the Medusa Gonionemus Murbachi. Part. I. The Sensory Reactions of Gonionemus. Amer. Journ. Phys. vol. VI. p. 434—449. 1902.

— Part. II. The Physiology of the Central Nervous System. ibid. vol. VII. p. 181—198. 1902.

— The Reaction-time of Gonionemus Murbachi to electric and photic stimuli. Biol. Bull. Woods-Holl. vol. 6. p. 84—95. 1904.

Der Stoffwechsel des Blutegels (Hirudo medicinalis L.).

II. Teil.

Von

August Pütter.

Aus dem Physiologischen Institut zu Göttingen.

Mit 8 Textfiguren.

(Der Redaktion zugegangen am 15. September 1906.)

Inhalt.

I. Einfluß der Sauerstoffentziehung auf den Blutegel.

Es gibt nur wenige Organismen, für die die Entziehung des Sauerstoffs der Luft oder des Wassers nicht einen gewaltigen Eingriff in das gesamte Stoffwechselgetriebe bedeutete. Bei den üblichen Objekten der Stoffwechsellehre, die durchweg zu den Säugetieren gehören, wirkt die Sauerstoffentziehung so außerordentlich rasch deletär, daß es nicht möglich ist in dieser Zeit Stoffwechselversuche anzustellen. Es ist deshalb erklärlich, daß wir noch kaum etwas

darüber wissen, wie sich beim Tier der Stoffwechsel ändert, wenn die Benutzung des Luftsauerstoffes zum Zwecke der physiologischen Oxydationen ausgeschlossen wird.

Die Pflanzenphysiologie gibt uns dagegen eine ganze Reihe von Erfahrungen, die wir, unter Berücksichtigung der abweichenden Verhältnisse, verwerten können.

Für das Studium des Lebens ohne Luftsauerstoff erwies sich der Blutegel als ein außerordentlich geeignetes Objekt, denn es ist möglich, ihn so lange in sauerstofffreiem Medium zu halten, daß man ein vollständiges Bild von seinem Stoffumsatz gewinnen kann.

Technik der Versuche.

Die Technik war dieselbe, wie für die Versuche über den normalen Stoffwechsel des Blutegels, die im Teil I dieser Arbeit beschrieben wurde. Der sauerstofffreie Stickstoff wurde in der, im hiesigen Institut so vielfach erprobten Weise dargestellt (s. H. v. Baeyer). Um aus einer 1 Literflasche den Luftsauerstoff zu verdrängen, wurden mindestens 10 Liter reinen Stickstoffs durchgepreßt, für die Dichtigkeit der Schliffe gab der beständig herrschende Überdruck, den das Manometer anzeigte, genügende Gewähr.

Verhalten der Blutegel in reinem Stickstoff.

Verdrängt man in einem Gefäß, das Blutegel enthält, alle Luft durch reinen Stickstoff, so bemerkt man im Verhalten der Tiere zunächst keinerlei Unterschied gegenüber dem normalen Zustande. In denselben trägen Bewegungen kriechen die Egel umher, hängen an den Wänden oder liegen am Boden im Wasser. Allmählich tritt insofern ein deutlicher Unterschied gegenüber normalen Tieren ein, als, im Laufe des zweiten halben Tages etwa, alle oder fast alle Tiere das Wasser verlassen, und sich außerhalb desselben an die Wände hängen. Bewegungen erfolgen immer noch, wie in Luft, nur scheint während der Zeit, wo keine Bewegungen stattfinden der Erschlaffungszustand des Muskelschlauches im allgemeinen ein etwas vollständigerer sein, wie in Luft, die Tiere hängen langgestreckt herab.

Über die Zeit, die ein Blutegel Sauerstoffentziehung erträgt, will ich nur einige Minimalangaben machen, es lag mir vorläufig nicht daran, die äußerste Grenze festzustellen, bis zu der ein Leben in Stickstoff ohne Schädigung möglich ist.

Sehr auffallend ist der große Einfluß, den der Ernährungszustand des Tieres auf seine Resistenz gegen Sauerstoffentziehung hat.

Bringt man ein Tier, daß vor kurzer Zeit Blut gesogen hat und ein solches, das schon einige Monate lang ohne Nahrung lebt in demselben Versuch unter anaerobe Bedingungen, so wird stets das reichlich mit Blut versehene Tier viel rascher geschädigt, als das hungernde oder in einem späteren Monat des Ansatzstoffwechsels befindliche.

Z. B. verlief ein Versuch derart: Ein Tier, das ca. 4 Monate vorher Blut gesogen hatte und ein Tier, das am Tage vorher reichlich Kaninchenblut erhalten hatte, wurden in ausgekochtes Wasser unter eine reine Stickstoffatmosphäre gebracht. In den beiden ersten Tagen war kein Unterschied bemerkbar, am dritten Tage aber gab der gutgenährte Egel sehr viel Blut von sich und schien tot, jedenfalls reagierte er in keiner Weise mehr auf mechanische Reizung durch Schütteln des Gefäßes oder durch die aufsteigenden Blasen des Stickstoffstromes, der täglich frisch durchgeleitet wurde. Am Anfang des fünften Tages, nach 102 Stunden, wurde der Versuch unterbrochen und beide Tiere herausgenommen.

Der Egel aus dem vierten Monat nach der Nahrungsaufnahme zeigte nicht die geringste Spur einer Schädigung, bewegte sich völlig normal und blieb etwa noch ein halbes Jahr munter, bis er zu anderen Zwecken verbraucht wurde. Der Egel, der am Tage vor der Sauerstoffentziehung Blut gesogen hatte, war, als er herausgenommen wurde, anscheinend tot. Auf keinerlei mechanische Reize reagierte er irgendwie, völlig schlaff und unbeweglich lag er da.

Aber schon am nächsten Tage gelang es eine Spur von Kontraktion an ihm durch mechanische Reizung zu erlangen, am zweiten Tage der Erholung waren die Bewegungen auf mechanische Reizung schon ausgiebiger, aber spontane Bewegungen fanden noch nicht statt. Als am dritten Tage das Wasser erneuert wurde, in dem die Tiere lebten, fing er plötzlich an in lebhaft schlängelnden Bewegungen herumzuschwimmen, wie ein normaler Egel. Von da an machte er häufig spontane Bewegungen und erholte sich mehr und mehr. Nur ansaugen konnte er sich nicht, denn sowohl der hintere Saugnapf, wie der saugnapfähnliche Kopflappen waren in ziemlichem Umfange nekrotisch geworden und zerfielen.

Im Laufe einiger Monate aber reparierte sich auch dieser Schaden wieder und nichts zeigte mehr die schwere Schädigung, der das Tier schon zu erliegen gedroht hatte.

Auch dieser Egel wurde etwa ein halbes Jahr nach dem ersten Versuch zu anderen Zwecken verbraucht.

Der Verlauf dieses Versuches ist ganz typisch und es muß nur erwähnt werden, daß die Zeit von 4 Tagen für Leben ohne Sauerstoff eine relativ geringe ist. In einem anderen Versuch blieben die Tiere 10 Tage lang im Stickstoff und auch hier war der Egel, der ca. 8 Monate vorher zum letzten Male Nahrung erhalten hatte, am Ende des Versuches vollständig ungeschädigt und munter, während von zwei gut genährten Tieren das eine wirklich tot war, das andere nur scheintot, wie im vorigen Versuch und sich im Laufe der nächsten Tage erholte.

Die Stoffwechselprodukte.

Eine erste Orientierung über die Veränderungen, die der Stoffwechsel nach Sauerstoffentziehung erfährt, ist schon durch die qualitative Untersuchung der Stoffwechselprodukte möglich.

Wie in Teil I dieser Untersuchungen erwähnt, treten in sehr inkonstanter Weise im normalen Stoffwechsel des Blutegels Körper auf, die die Jodoformreaktion geben und außerdem läßt sich Essigsäure nachweisen. In allen Fällen, in denen die Stoffwechselprodukte bei Leben ohne Sauerstoff untersucht wurden, fielen diese Proben stark positiv aus. Niemals fehlte die Jodoformreaktion, niemals die Essigsäure. Es ist also die Menge dieser Produkte, die im normalen Stoffwechsel nur in geringem Umfange, häufig in nicht mehr nachweisbarer Menge gebildet werden, im Leben ohne Sauerstoff ganz bedeutend gesteigert.

Ob außer der Quantitätszunahme der Stoffe, die Jodoformreaktion geben, auch eine Veränderung der Qualität erfolgt ist, kann nicht entschieden werden, es wäre nicht unmöglich, daß im aeroben Leben diese Reaktion auf der Gegenwart von Milchsäure oder Aceton, im anaeroben Leben auf der von Alkohol beruhte, doch läßt sich darüber nichts Bestimmtes sagen.

Ein deutliches Zeichen dafür, daß qualitative Veränderungen im Stoffwechsel stattgefunden haben, gibt der Geruchssinn. Normale Blutegel haben einen nicht näher definierbaren, aber sehr charakteristischen Geruch, den man z. B. sehr stark wahrnimmt, wenn man ein Gefäß öffnet, in dem eine größere Anzahl Tiere etwa einen Tag

gelebt haben. Haben die Tiere ohne Sauerstoff gelebt, so haben sie einen gleichfalls außerordentlich eigentümlichen Geruch, der aber ganz verschieden von dem normalen Geruch ist. Es ist völlig sicher auf Grund des Geruchs zu sagen, ob die Egel mit oder ohne Sauerstoff gelebt haben.

Noch eine Beobachtung ist hier wichtig: es läßt sich in dem Stickstoff, in dem die Tiere einen Tag gelebt haben, in nennenswerter Menge Wasserstoff nachweisen. Durch eine Doppelanalyse, die Herr Professor KOCH freundlichst für mich ausführte, wurde der qualitative Nachweis der Wasserstoffproduktion seitens des Egel erbracht, wie groß, quantitativ betrachtet, diese Gasentwicklung ist, darüber sollen noch einige Daten folgen. Systematische Beobachtungen wurden nicht über die Wasserstoffproduktion angestellt, da im Institut keine Apparate hierzu vorhanden waren.

II. Die Partiarprozesse des Stoffwechsels nach Sauerstoffentziehung.

Wo bisher anaerobe Lebensprozesse im Pflanzenreich und vereinzelt auch im Tierreich (Weinland) quantitativ untersucht sind, ist nur selten eine Bilanz der Prozesse gezogen worden, meist wurden nur einzelne Partiarprozesse verfolgt, um ein Bild vom Ablauf des Lebens ohne Sauerstoff zu erhalten. Die Bestimmung der CO_2 nimmt hierbei natürlich bei weitem die erste Stelle ein und so sollen, bevor die Bilanzen mitgeteilt werden auch hier die Veränderungen dargestellt werden, die dieser Prozeß durch Sauerstoffentziehung erfährt.

Die Kohlensäureausscheidung nach Sauerstoffentziehung.

Um ein Bild von der Art der Veränderungen zu erhalten, die die CO_2-Abgabe durch Sauerstoffentziehung erfährt, ist es nötig, die Angaben über die Menge des CO_2 nicht nur auf die Einheit der Zeit und des Gewichtes, sondern auch auf eine bestimmte Temperatur umzurechnen.

Die Möglichkeit dieser letzten Reduktion ist durch die Untersuchungen im Teil I gegeben und es werden die dort für die einzelnen Temperaturintervalle und verschiedenen Ernährungsstadien gefundenen Werte hier Verwendung finden. Zunächst wird diese Rechnung ohne Rücksicht auf die später zu erörternde Frage durch-

geführt, ob die beschleunigende Wirkung der Temperatursteigerung bei aerobem und anaerobem Stoffwechsel dieselbe ist.

Am Schluß der Arbeit ist der größte Teil des Zahlenmaterials mitgeteilt, auf das sich die folgenden Angaben stützen.

Da die Größe der CO_2-Abgabe mit der längeren Dauer des anaeroben Lebens Veränderungen erfährt, so muß stets angegeben werden, auf wieviel Stunden sich die berechneten Werte pro kg Trockensubstanz und Stunde beziehen.

Je kürzer die Intervalle sind, in denen die CO_2-Bestimmung ausgeführt wird, ein desto getreueres Bild von der Veränderung des Lebens durch Sauerstoffentziehung müssen sie liefern.

Es sei aus diesem Grunde ein Versuch vorangestellt, in dem dreimal in je 5 Stunden und dann noch einmal nach 8 Stunden die CO_2-Produktion bestimmt wurde (Serie XXIII). Während in den Tagen vor der Sauerstoffentziehung die CO_2-Abgabe pro kg Trock.-Stunde bei 14° im Mittel 123 mg betrug (Mittel von 3 Tagen), stieg sie in den ersten 5 Stunden nach Sauerstoffentziehung auf 352 mg in den folgenden 5 Stunden wurden 170 mg, in den nächsten 5 Stunden 120 mg beobachtet. In den weiteren 8 Stunden, die der Versuch noch fortgesetzt wurde, stieg die CO_2 Produktion auf 137 mg, um nach Zuführung von Luft, nach einigen Schwankungen in den ersten 23 Stunden der Erholung (s. u.), wieder den normalen Wert, 121 mg pro kg T.-St. anzunehmen.

Das Diagramm 1 gibt ein Bild dieser Verhältnisse.

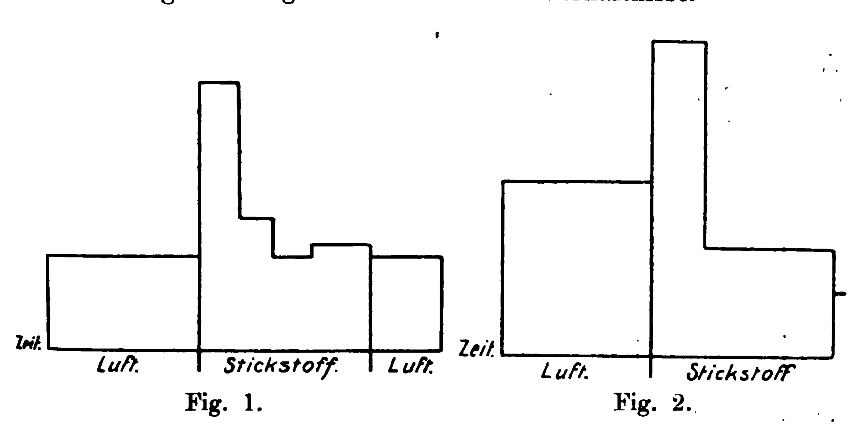


Fig. 1. Fig. 2.

In ganz derselben Weise erfolgte die Veränderung der CO_2-Abgabe im Laufe des ersten Tages im Stickstoff bei einem anderen Versuche, der bei hoher Temperatur ausgeführt und dessen Werte alle auf 25° umgerechnet wurden. Diagramm 2 zeigt den gewaltigen

Anstieg von 230 mg pro kg Stunde vor dem Versuch, auf 420 in den ersten 6,5 St. In den folgenden 17,5 Stunden werden nur 140 pro kg T.-St. produziert.

Je größer man die Zeiträume nimmt, in denen die CO_2-Produktion bestimmt wird, um so weniger deutlich tritt die anfängliche Steigerung hervor.

Nimmt man in dem letzten Falle das Mittel der CO_2 Produktion aus den ersten 6,5 + 17,5 Stunden, so ergibt sich genau derselbe Wert — 233 mg —, wie er vor der Sauerstoffentziehung beobachtet wurde, so daß es den Anschein erwecken könnte, als hätte die Überführung in Stickstoff überhaupt keinen Einfluß auf die CO_2-Abgabe gehabt.

Um diese anfängliche Steigerung der CO_2-Produktion nach Sauerstoffentziehung zu belegen, seien noch die folgenden Daten angeführt.

(Versuch IV.) Bei 22° betrug die CO_2-Produktion in Luft 147 mg, in den ersten 17 Stunden in Stickstoff 219 mg.

(Versuch V.) Bei 20° wurden beobachtet: in Luft 92 mg, in den ersten 9,5 Stunden in Stickstoff 149 mg, in den folgenden 14 Stunden 93 mg. Einige weitere Beispiele werden noch unten angeführt werden.

Das erste Resultat dieser Untersuchungen ist also, daß die CO_2-Produktion nach Sauerstoffentziehung zunächst eine außerordentliche Steigerung erfährt, die bereits innerhalb der ersten 5 Stunden ihr Maximum erreicht und dann rasch sinkt. Wie einige länger dauernde Versuche zeigen, hört dieses rasche Absinken sehr bald auf und es bildet sich ein relativ stationärer Zustand heraus.

Das kommt deutlich zum Ausdruck in einem Versuch, der etwa 2 ½ Tage dauerte. Vor dem Versuch betrug die CO_2-Abgabe 257 mg, in den ersten 10 Stunden 324, in den folgenden 12 Stunden 228, dann 10,5 Stunden lang 225, darauf 12 Stunden lang 216 und endlich in den letzten 10 Stund. 165 mg, die Temperatur, auf die alle Werte umgerechnet sind, beträgt 18°. Diagramm 3 zeigt die Verhältnisse graphisch dargestellt.

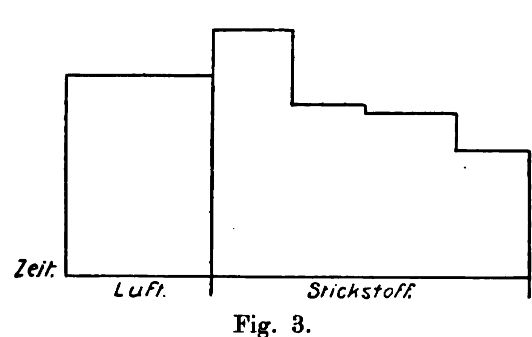


Fig. 3.

Noch besser zeigt ein Versuch, der sich über 4 Tage ausdehnte, das Absinken und dann annähernd konstant werden der CO_2-Abgabe.

Die Zahlenwerte für die einzelnen Intervalle sind aus dem Zahlenmaterial am Schluß der Arbeit (Versuch XII) zu entnehmen. hier soll nur Diagramm 4 die Verhältnisse veranschaulichen. Die Temperatur beträgt 18°.

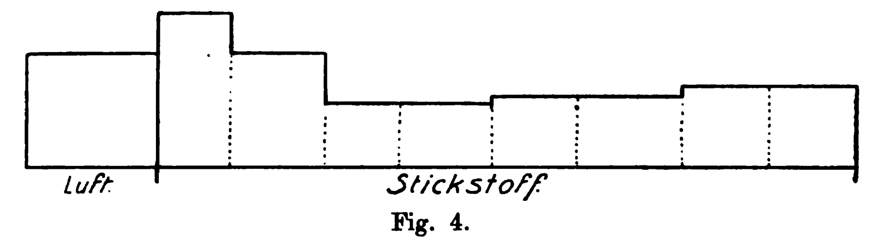


Fig. 4.

In den meisten Versuchen wurde die Kohlensäureabgabe nur alle 24 Stunden bestimmt, so daß in diese Zeit die ganze Steigerung der Produktion und der Abfall bis zu dem stationären neuen Niveau fällt. Die Zahl, die man für die CO_2-Abgabe pro kg T.-Stunde bei bestimmter Temperatur auf diesem Wege erhält, stellt also den Mittelwert der sehr verschieden starken Kohlensäureproduktionen dar. Der Wert dagegen, den die zweiten 24 Stunden liefern, kann als der wirkliche Ausdruck der CO_2-Abgabe während dieser Zeit angesehen werden.

Es ist nicht schwer, sich aus den beobachteten Zahlen ein Bild von der Höhe der Steigerung der CO_2-Produktion zu machen; wenn man die Annahme macht, daß der Abfall der CO_2-Ausscheidung überall nach dem Typus erfolgt; wie er in den vorstehenden Versuchen beobachtet wurde.

Die Art dieser Abnahme läßt sich am besten aus Serie XXIII bestimmen. Das sprungweise Abnehmen der CO_2-Produktion ist natürlich nur eine Folge der diskontinuierlichen Bestimmung, wir müssen uns wohl vorstellen, daß eine stetige Abnahme erfolgt und können dann statt des treppenartigen Abstieges einen Abfall annehmen, wie Fig. 5 ihn zeigt. Bedingung für diese Darstellung ist dabei, daß die Flächen, die das Integral der CO_2-Abgabe über die Beobachtungszeit repräsentieren, beim Übergang

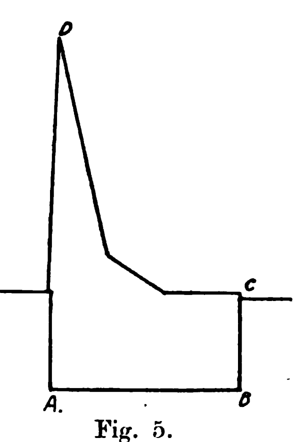


Fig. 5.

von der Treppen- zur Kurvendarstellung, gleich bleiben. Diese Bedingung ist in der Umgestaltungen erfüllt. Die Fläche ABCD in Diagramm 5 hat denselben Flächeninhalt wie die Rechtecke in Diagramm 1, die die CO_2-Abgabe in Stickstoff darstellen.

Führt man diese Konstruktion durch, so ergibt sich, mit Ausnahme zweier Fälle, stets eine sehr bedeutende Steigerung in den ersten Stunden. Sie beträgt annähernd das Doppelte der CO_2-Abgabe in Luft, die große Regelmäßigkeit, mit der die Erscheinung eintritt. läßt eine Zufälligkeit als Ursache ausgeschlossen erscheinen. Eine Erklärung kann nur auf Grund der Erörterung des ganzen Stoffwechsels versucht werden, da die Änderung eines einzelnen Partiarprozesses ganz außerordentlich verschiedene Bedeutung haben kann

Es wurde bisher als erste Annäherung die Annahme gemacht. daß nach Ablauf der initialen Steigerung der CO_2-Abgabe sich ein stationärer Zustand herausbildete, das ist aber strenggenommen nicht richtig.

Einige Versuche, in denen eine längere Zeit hindurch die CO_2-Abgabe studiert wurde, zeigen, daß auf eine Zeit konstanter, relativ geringer CO_2-Produktion eine Periode folgt, in der die Menge der abgegebenen Kohlensäure wieder zu steigen beginnt. So ist sie z. B. in Versuch XII am vierten Tage des anaeroben Lebens deutlich höher, wie am zweiten. Meist erfolgt diese Steigerung nur sehr langsam. in zwei Fällen aber setzte sie rasch ein und zeigte sich recht beträchtlich. Es sind dies die beiden Fälle, in denen nicht in der Weise, wie in den übrigen, die initiale Steigerung der CO_2-Abgabe dargestellt werden konnte, da die Zeit der konstanten niedrigen CO_2-Abgabe zu kurz war, um in den Bestimmungen zum Ausdruck zu kommen. In diesen Fällen war im Laufe des zweiten Tages die CO_2-Abgabe bereits höher, wie am ersten.

Bei Serie XV Nr. 52 und 53 stellte es sich so, daß vor der Sauerstoffentziehung die CO_2-Produktion pro kg T.-St. bei 11° C = 88 mg war, am ersten Tage betrug dieser Wert 45 mg, am zweiten 58 mg. Der zweite Fall (Serie XXIV, 7 und 8) verlief so, daß auf 164 mg bei 18° in Luft am ersten Tage in Stickstoff 109 mg produziert wurden, am zweiten Tage 194 mg.

Da nur vereinzelte Versuche auf längere Zeit als 2 Tage ausgedehnt wurden, so läßt sich nicht sagen, ob dieser Anstieg von Dauer ist.

Um ein Bild von dem Verhältnis der CO_2-Produktion nach Sauerstoffentziehung zu der Produktion in Luft zu gewinnen, empfiehlt es sich, den Quotienten zu bestimmen, der in der Pflanzenphysiologie

als $\frac{I}{N}$ bezeichnet wird, d. h. das Verhältnis der normalen zur anaeroben (intramolekularen) Kohlensäureabgabe.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, wird man sehr verschiedene Werte erhalten, je nachdem man den ersten, zweiten oder einen späteren Tag des Lebens in Stickstoff zum Vergleich wählt. Wir wollen den Wert $\frac{I}{N}$ für die ersten und zweiten 24 Stunden betrachten.

Versuch Serie und Nr.	V 4u.5	XI 2—6	XII 2—5	XII 22u.23	XVIII 13u.14	XV 5 u. 6	XV 11u.12	XV 17u.18	XV 23u.24	XV 52u.53
$\frac{I}{N}$ I	1,88	1,12	1,23	0,93	1,08	0,67	0,66	0,69	0,73	0,51
$\frac{I}{N}$ II	1,18	0,86	0,75	0,83	0,59	0,42	0,47	0,55	0,20	0,66
Temper.	20°	18°	18°	18°	18°	18°	18°	18°	18°	11°

Vergleichen wir die Werte für den ersten Tag, so zeigt sich, daß bei gleicher Temperatur (18°) der Wert erheblich vom Ernährungszustande der Tiere abhängt. Bei den Tieren, die im 3. bis 5. Monat des Ansatzstoffwechsels standen (XV), haben wir mit geringen Schwankungen den Mittelwert 0,69, während Tiere, die in verschiedenen Monaten des Hungers leben, einen wesentlich höheren Wert zeigen, im Mittel (aus XII u. XVIII) 1,08.

Nimmt man Tiere von annähernd gleichem Ernährungszustand, wie sie Serie V und XV bieten, so zeigt sich deutlich die Abhängigkeit des Quotienten $\frac{I}{N}$ von der Temperatur. Bei 18° betrug er 0,69, bei 20° 1,88, bei 11° nur 0,51.

Es ist also die Voraussetzung, die wir oben machten, als wir alle Werte auf gleiche Temperaturen umrechneten, nicht streng richtig: die anaerobe Kohlensäureproduktion erleidet bei Temperaturschwankungen eine andere Veränderung, als die aerobe, denn würde sie in derselben Weise beeinflußt werden, so müßte der Quotient $\frac{I}{N}$ unabhängig von der Temperatur sein.

Wie aus der angegebenen Zahl ersichtlich, steigt die anaerobe CO_2-Produktion, wenn man von 18 auf 20° übergeht, rascher, als die normale, und fällt auch rascher, wenn die Temperatur von 18

auf 11° herabgesetzt wird, d. h. die Kurve der anaeroben CO_2-Abgabe ist steiler, Q_{10} ist für sie wesentlich größer als für die normale CO_2-Produktion.

Eine recht gute Ergänzung des Bildes, das diese Werte von der Abhängigkeit der anaeroben Kohlensäureabgabe von Ernährungszustand und Temperatur geben, liefert die Betrachtung der Werte für den zweiten Tag des Lebens in Stickstoff.

Vergleichen wir zunächst wieder die Werte, die bei gleicher Temperatur gewonnen sind, so ergibt sich kein erheblicher Unterschied bei verschiedenem Ernährungszustande. Sowohl bei Ansatzstoffwechsel (XI) wie im Hunger (XII u. XVIII) wird im Laufe des zweiten Tages etwa 0,7 bis 0,8 der CO_2-Menge abgegeben, die am ersten Tage gebildet wurde.

Deutlich tritt dagegen der Einfluß der Temperatur hervor: bei 18° wurden am zweiten Tage 0,77 der Menge des ersten Tages produziert, bei 20° nur 0,63, dagegen bei 11° 1,3, also mehr wie am ersten Tage. Da die Zahl der Versuche zu gering ist, möchte ich auf die einzelnen Zahlen keinen zu hohen Wert legen, jedenfalls zeigt sich deutlich bei höherer Temperatur ein steilerer Abfall der CO_2-Produktion, die so stark eingesetzt hatte, als bei mittleren.

Die Stickstoffausscheidung nach Sauerstoffentziehung.

Über die Veränderungen der Stickstoffausscheidung nach Sauerstoffentziehung läßt sich deswegen weniger Detailliertes angeben, da sie nur in Intervallen von 48 Stunden bestimmt werden konnte. Es läßt sich also nicht entscheiden, ob auch hier ein initialer Anstieg und dann erst ein Abfall erfolgt.

Bei 18° ist das Verhältnis der Stickstoffabgabe mit und ohne Sauerstoff unabhängig vom Ernährungszustande. Der Quotient $\frac{I}{N}$ für Stickstoff ist für Tiere im 3.—5. Monat des Ansatzstoffwechsels bei 18° 0,485 (Mittel aus 3 sehr genau stimmenden Daten Serie XV), für den 3. Hungermonat ist er bei 18° 0,490 (Serie XVIII) und im 5. oder 6. Hungermonat 0,509.

Die absoluten Werte pro kg Trockensubstanz und Stunde in mg berechnet sind natürlich stark vom Ernährungszustande abhängig, unabhängig ist das Verhältnis.

In Serie XV (3. bis 5. Monat des Ansatzstoffwechsels) beträgt

die Stickstoffausscheidung pro kg Trockensubstanz und Stunde bei 18° 24,5 mg in Luft, in der Stickstoffatmosphäre dagegen 11,9 mg.

Im 3. Hungermonat (Serie XVIII) sind die entsprechenden Zahlen: in Luft 19,5 mg, mit Stickstoff 10,0 mg.

Und im 5. oder 6. Hungermonat (Serie XXIV) haben wir in Luft: 24,8 mg, in Stickstoff: 12,2 mg.

Die Stickstoffverteilung.

In der Stickstoffverteilung ist am auffallendsten die Veränderung des relativen NH_3-Wertes, der beim Leben ohne Sauerstoff herabgesetzt ist.

Der Grad des Absinkens ist in den verschiedenen Versuchen nicht ganz gleich, doch erfolgt mindestens ein Rückgang um 7 bis 8 %, gelegentlich auch wesentlich mehr, wie die folgenden Zahlen lehren:

Es sank die relative NH_3-Menge nach Entziehung von Sauerstoff in Serie XV bei 18° von 76 % auf 68 %, oder von 71 % auf 46 %, bei 11° von 62 % auf 55 %, in Serie XVIII von 48 % auf 46 % und in Serie XXIV von 53 % auf 36 %.

Auffallend gering ist dagegen der Einfluß, den die Sauerstoffentziehung auf die Menge des Schleimstickstoffs ausübt, ja in mehreren Fällen war überhaupt keine Verminderung der absoluten Menge des Schleimstickstoffs zu bemerken, was also einer Zunahme des relativen Wertes entspricht. Die deutliche Beeinflussung der Menge der Schleim*trockensubstanz* durch die Sauerstoffentziehung zeigt deutlich, daß der „Schleim" ein komplexes Gebilde ist, dessen einzelne Komponenten eine sehr verschiedene Stellung im Stoffwechsel einnehmen.

Die Gesamtkohlenstoffausscheidung nach Sauerstoffentziehung.

Über die Gesamtkohlenstoffausscheidung erhält man durch die Untersuchung der CO_2-Ausscheidung, wie früher dargelegt wurde, keine Auskunft. In Versuchen, in denen nicht direkt (nach Messinger) die Menge des C, der nicht als CO_2 ausgeschieden wurde, bestimmt ist, kann man sich ein Bild von dem Kohlenstoffumsatz und der Kohlenstoffverteilung machen, wenn man für den Wert C : N eine Mittelzahl kennt. Eine solche wurde in Serie XXIV bestimmt.

Es betrug diese Zahl für die Tage vor der Sauerstoffentziehung

4,65, für die Tage nach der Sauerstoffentziehung 4,72 und während des Lebens ohne Sauerstoff 6,7.

Legt man diese Zahl zum Grunde, der freilich alle Mängel einer Mittelzahl anhaften, so kann man sich wenigstens eine erste Orientierung über den Kohlenstoffumsatz nach Sauerstoffentziehung machen.

Wie im ersten Teil dieser Arbeit gezeigt, muß eine Korrektur der Werte angebracht werden, wenn man Tiere in anderem Ernährungszustande untersucht.

Für Serie XV rechne ich im folgenden dementsprechend C : N bei 18° in Luft 1 : 3,8, in Stickstoff 1 : 5,8.

Da für andere Temperaturen als 18° nur zu spärliche Daten vorliegen, soll für sie diese Rechnung nicht durchgeführt werden.

Die Kohlenstoffverteilung.

Durch die Entziehung des Sauerstoffs erleidet die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure im Vergleich zum Gesamtkohlenstoff keine merkbare Veränderung.

Bei 18° schwanken unter beiden Bedingungen die CO_2-Werte zwischen 40 und 60 %. In einem einzelnen Versuchspaar, das aus Tagen mit Sauerstoffatmung und darauffolgender Erstickung besteht, beträgt der Unterschied nicht mehr wie 2 %, z. B. Kohlenstoff als CO_2 ausgeschieden:

in	Luft	48 %	, in	Stickstoff	50,5 %	oder
„	„	56,5 „	„	„	56,7 „	„
„	„	40,5 „	„	„	40,5 „	

Die Menge des Schleimkohlenstoffs wird durch Sauerstoffentziehung beeinflußt, und zwar wird sie deutlich vermindert. Die prozentualen Werte betragen z. B.:

in	Luft	17,6 %	, in	Stickstoff	7,7 %	oder
„	„	12,1 „	„	„	11,6 „	„
„	„	13,1 „	„	„	11,7 „	

Die Wasserstoffausscheidung.

Es wurde bei Besprechung der qualitativen Veränderungen, die der anaerobe Stoffwechsel gegenüber dem normalen zeigt, die Beobachtung erwähnt, daß der Blutegel Wasserstoff produziert.

Von dieser Beobachtung ausgehend, sind die folgenden Daten deutbar.

Beim Leben in Stickstoff nimmt das Gasvolumen, in dem die Tiere leben, infolge ihrer CO_2-Abgabe natürlich zu, und es müßte, wenn nur CO_2 an gasförmigen Endprodukten abgegeben würde, diese Volumenzunahme gerade der produzierten CO_2-Menge entsprechen. Das ist nun fast nie der Fall, sondern es findet eine stärkere Volumenzunahme statt.

Die Unterschiede liegen durchaus außerhalb der Fehlergrenzen. Dieses Volumen, das nicht auf CO_2 zu beziehen ist, betrug z. B. in Serie XV: 6,0, 20,0, 19.1, 6,0, 18,0 ccm, die Werte sind nicht auf kg und Stunde ausgerechnet, sondern stellen die direkt beobachteten Volumenänderungen dar.

In Serie XXIII wurden für einen Tag 15 ccm gefunden, während in XXIV und im ersten Versuch der Serie XV die Volumina genau stimmten, so daß keine H-Produktion stattgefunden hatte. In XVIII betrug die Differenz nur 2,0 ccm, war also sehr gering, innerhalb der Fehlergrenzen.

Schon der Umstand, daß niemals zu geringe Werte gefunden wurden, zeigt, daß es sich nicht um zufällige Fehler handelt. Nehmen wir für Serie XV bei etwa 18° den Mittelwert des produzierten Gases, das wir als Wasserstoff betrachten, zu 12 ccm an, so bedeutet das pro kg T.-Stunde umgerechnet eine Wasserstoffproduktion von ca. 1,8 mg. Dies soll nur die Größenordnung des Wertes darstellen. Da keine weiteren gasanalytischen Bestimmungen gemacht wurden, als die oben erwähnten, so kann nichts Genaueres über dieses interessante Endprodukt des anaeroben Stoffwechsels gesagt werden.

III. Der Gesamtstoffwechsel nach Sauerstoffentziehung.

1. Menge und Natur der verbrauchten Stoffe.

Einen wirklichen Einblick in die Veränderungen, die der Stoffwechsel durch die Sauerstoffentziehung erleidet, kann man nur erhalten, wenn man aus den beobachteten Werten für die Einzelprozesse, die Charakteristika des Gesamtstoffwechsels berechnet. In Teil I wurde das Prinzip dieser Rechnung klargelegt.

In Durchführung für den Stoffwechsel nach Sauerstoffentziehung kann eine unbedeutende Modifikation eingeführt werden, indem der Kohlenstoff, der nicht aus Proteinen stammt, als ganz aus Kohlehydraten stammend angesehen wird. Die Fette kommen für das Leben ohne Sauerstoff nicht nennenswert in Betracht, ohne Oxydationen

dürfte nur ein geringer Bruchteil ihrer Energie für den Organismus erschließbar sein, so daß bei ihrer ohnehin relativ sehr geringen Rolle eine Vernachlässigung keinen Fehler bewirken kann, der auch nur die Höhe von 1% erreicht, also weit unterhalb der Fehlergrenzen liegt.

Aus Serie XV (s. Tabelle am Ende) muß zunächst berechnet werden, in welcher Menge bei Sauerstoffzufuhr die einzelnen Stoffgruppen umgesetzt werden. Es ergeben sich die folgenden Werte:

Eiweiß { 157 mg / 930 cal Kohlehydrate { 26 mg / 109 cal Fette { 2,7 mg / 25 cal

Summe: 1064 cal, davon 134 oder 12,3% aus Kohlehydraten und Fetten.

Diese Zahlen stimmen sehr gut mit denen überein, die im Teil I für den normalen Stoffwechsel berechnet werden.

Die drei Versuche von je 2 Tagen in denen der Stoffwechsel ohne Sauerstoff in Serie XV untersucht wurde, geben untereinander sehr gut übereinstimmende Werte, die im folgenden mitgeteilt seien

Serie XV	Eiweiß mg	Kohlehydrate mg
Nr. 5	77	72,5
Nr. 8	69	68,8
Nr. 11	77	75,0
Mittel	74,3	72,1

Es stellt sich also der Stoffumsatz ohne Sauerstoff bei 18° zur Zeit des Ansatzstoffwechsels folgendermaßen:

Eiweiß { 74,3 mg / 440 cal Kohlehydrate { 72,1 mg / 303 cal

Summe: 743 cal davon 303 oder 40,6% auf Kosten von Kohlehydraten.

Es ist also der gesamte Energieumsatz von 1064 cal auf 743 cal gefallen, d. h. um ca. 30%. Diese Abnahme kommt wesentlich durch eine viel geringere Beteiligung der Eiweißstoffe am Stoffwechsel zustande, indem statt 157 mg wie normal nur 74,3 mg oder ca. 53% umgesetzt werden. Dagegen erfährt der Abbau der Kohlehydrate durch die Sauerstoffentziehung eine ganz gewaltige Steigerung.

Statt der 26 mg die bei Sauerstoffzufuhr an Kohlehydraten umgesetzt werden, sind 72 mg umgesetzt worden, also 2,76 mal mehr wie in Luft, so daß fast die Hälfte des Kalorienwertes auf Kohlehydratumsatz entfällt, während es in Luft kaum $^1/_8$ war.

2. Die Ausnutzung der umgesetzten Stoffe.

In welcher Weise man aus dem Vergleich der umgesetzten Stoffe mit dem Energiewert der Ausscheidungsprodukte ein Bild von dem Grade der Ausnutzunng des Stoffwechselmaterials gewinnen kann, wurde im Teil I auseinandergesetzt.

Es hat einige Bedenken, die Zahlen, die dort zur Umrechnung verwendet wurden, ohne weiteres auf den Stoffwechsel ohne Sauerstoff anzuwenden.

Es waren drei Gruppen von Stoffen, die noch einen Energiewert repräsentierten: der Schleim, die stickstoffhaltigen und die stickstofffreien Ausscheidungen.

Von dem Schleim dürfen wir wohl annehmen, daß er im Stoffwechsel mit und ohne Sauerstoff denselben Energiewert repräsentiert.

Für die übrigen Stoffwechselprodukte ist diese Annahme nicht ohne weiteres gerechtfertigt.

Es ist eine allgemeine Erfahrung der vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels, daß die Endprodukte bei anaerobem Leben einen höheren Energiewert haben, als bei aerobem. Zucker wird in der Sauerstoffatmung völlig zu CO_2 und H_2O abgebaut, in der Alkoholgärung dagegen nur zu CO_2 und C_2H_5OH.

Für die N haltigen Endprodukte, die aus dem Eiweiß stammen, wird sich der Unterschied natürlich ebenfalls bemerkbar machen.

Rechnet man den Nutzeffekt der Versuche ohne Sauerstoff mit denselben Zahlen durch, wie die aeroben Versuche, so ist der Nutzeffekt ungefähr derselbe für beide, das bedeutet natürlich nur, daß in der Quantität der Summe aller Endprodukte keine nennenswerte Veränderung stattgefunden hat.

Daß aber die Zusammensetzung der Endprodukte eine andere geworden ist, lehrten die Prüfungen auf Jodoform bildende Körper und Essigsäure. Beide waren, wie erwähnt, außerordentlich gesteigert, sobald der Sauerstoff entzogen wurde und dementsprechend dürfen wir die Verbrennungswärme der N-freien Ausscheidungsprodukte nicht mehr = 4,5 cal pro 1 mg setzen, sondern höher,

etwa nahezu so hoch wie die von Aceton oder Alkohol, also im Mittel ca. 6,0 cal pro 1 mg.

Ebenso wird man für den Verbrennungswert der N-haltigen Stoffe eine etwas höhere Zahl als 2,8 annehmen müssen, vielleicht 3,5.

Da diese Ansätze nicht sehr gut fundiert sind, so verzichte ich auf eine detaillierte Mitteilung der ausgerechneten Werte und möchte nur feststellen, daß in Serie XV der Nutzeffekt für Leben mit Sauerstoff ebenso groß ist, wie in den Versuchen, die in Teil I dieser Untersuchungen mitgeteilt wurden, d. h. ca. 71 %.

Für das Leben ohne Sauerstoff wird man dagegen mit einem Nutzeffekt von 50 %, wie er sich unter Anwendung der angegebenen Zahlen berechnet, eher zu viel als zu wenig in Ansatz bringen.

Vergleicht man also nicht die Menge der Energie, um die der Organismus ärmer geworden ist, sondern die, welche er sich nutzbar gemacht hat, so erhält man folgendes:

Leben in Luft bei 18° verbraucht	1064 cal
unausgenutzt, ausgeschieden	305 cal
ausgenutzt	759 cal
Leben ohne Sauerstoff bei 18° verbraucht	743 cal
unausgenutzt, ausgeschieden	371 cal
ausgenutzt	372 cal

Während also der Energieumsatz nur um 30 % gefallen war, hat die Menge der Energie, die für physiologische Leistungen disponibel wurde, mindestens um 51 % abgenommen.

3. Der Umfang der einzelnen Stoffwechselprozesse.

Beim Leben ohne Sauerstoff scheiden die Oxydationen als Energie liefernde Prozesse aus oder sie werden wenigstens, wie unten gezeigt werden wird, auf alle Fälle so gering, daß sie quantitativ nicht mehr in Betracht kommen.

Wir behalten also nur vier Gruppen von Prozessen übrig, durch die jene Energiemenge frei gemacht wird, die wir als Leistung des Lebens ohne Sauerstoff kennen lernten.

Es handelt sich um Hydrolysen und Spaltungen und jede der beiden Prozesse kann sich an Eiweißstoffen und Kohlehydraten abspielen.

Den Umfang der Hydrolysen wollen wir ebenso berechnen, wie in Teil I, d. h. wir nehmen an, daß 14 % der Energie des Eiweiß

und 10 % der Energie der Kohlehydrate auf diese Weise freigemacht worden sei (s. Teil I).

Die Differenz zwischen der gesamten nutzbar gemachten Energiemenge und der Summe der aus Hydrolysen stammenden Energie gibt dann die Energiemenge, die aus Spaltungen der Eiweißstoffe und Kohlehydrate stammt.

Um zu trennen, wieviel hiervon auf jede der beiden Stoffgruppen entfällt, muß man eine Annahme über die Größe des Nutzeffektes machen, mit dem beide Stoffgruppen abgebaut werden und von dem man nur die Summe kennt.

Nehmen wir z. B. an, daß die Kohlehydrate mit einem Nutzeffekt von 40 % abgebaut werden, so müssen die Eiweißstoffe mit 58 % Nutzeffekt verwendet werden, so daß der Mittelwert, bei Berücksichtigung der relativen Menge = 50 % wird.

Unter dieser Voraussetzung haben wir die folgende Verteilung:

Es stammen pro kg Trocken-Substanz u. Stunde bei 18° in Stickstoff aus:

	Eiweiß	Kohlehydraten	
Hydrolysen	62	30	92 cal
Spaltungen	235	45	280 cal
Oxydationen	0	0	0 cal
	297	75	372 cal

In dem Maße, wie man für die Ausnutzung der Kohlehydrate einen geringeren Wert wie 40 % ansetzt, muß die Vollständigkeit der Ausnutzung der Eiweißstoffe zunehmen, und da diese schon normalerweise nur ca. 70 % beträgt, dürften die angenommenen Werte kaum von der Wahrheit abweichen.

Um diese Werte mit dem Stoffwechsel bei Sauerstoffzufuhr vergleichen zu können, habe ich den Versuch, der der Zeit der Sauerstoffentziehung voranging, in der Weise durchgerechnet, wie es in Teil I entwickelt ist, und es ergibt sich:

Bei 18° in Luft stammen pro kg T.-Stunde aus:

	Eiweiß	Kohlehydraten	
Hydrolysen	90	10	100
Spaltungen	125	22	147
Oxydationen	443	69	512
	658	101	759

Entsprechend der geringeren Menge umgesetzten Eiweiß hat der Umfang der Hydrolysen an Eiweiß abgenommen, bei den Kohlehydraten ist umgekehrt mehr Energie durch Hydrolysen gewonnen, entsprechend der größeren Menge des Umsatzes an Kohlehydraten. Die Summe der Hydrolysen ist absolut fast dieselbe geblieben, beträgt ohne Sauerstoff ca. 92 % der Produktion in Luft.

Dagegen liefern die Spaltungen der Eiweißkörper nach Sauerstoffentziehung, absolut betrachtet, fast doppelt so viel Energie, wie beim Stoffwechsel mit Oxydationen, und relativ bedeutet das eine noch viel bedeutendere Steigerung. Während in Luft 16,5 % der gesamten gewonnenen Energie aus Spaltungen von Eiweiß stammen, steigt dieser Wert nach Sauerstoffentziehung auf 63 %, spielt also im Leben ohne Sauerstoff eine ebensogroße Rolle, wie im Leben mit Sauerstoff die Oxydationen.

Auch die Spaltungen der Kohlehydrate (und Fette?) haben auf etwa das Doppelte zugenommen, so daß aus ihnen 12,2 % der gegesamten ausgenutzten Energie stammen, anstatt 2,9 % beim Leben in Luft.

Es sind also durch Entziehung des Luftsauerstoffs nicht einfach die oxydativen Prozesse in Wegfall gekommen, sondern der Umfang der Spaltungen, die sich auch schon bei Gegenwart von Sauerstoff an der Energiegewinnung beteiligten, hat ganz bedeutend zugenommen.

Diese Zahlen beziehen sich auf die Wirkung der Sauerstoffentziehung zur Zeit des Ansatzstoffwechsels.

Um auch für den Hungerstoffwechsel die Verhältnisse zu prüfen, sei aus Serie XXIV, die dem fünften Hungermonat entspricht, ein Fall durchgerechnet und mit dem entsprechenden Stoffwechsel in Luft verglichen.

Bei 18° beträgt der Stoffumsatz

in Luft	Eiweiß	129	mg	=	766 cal
	Kohlehydrate	15,3	mg	=	64 cal
					830 cal
in Stickstoff	Eiweiß	84,5	mg	=	287 cal
	Kohlehydrate	112,0	mg	=	470 cal
					757 cal

Es kommt also hier bei Entziehung des Sauerstoffs zu keiner nennenswerten Einschränkung des Energieumsatzes.

Wohl aber haben wir, wie oben gezeigt, guten Grund zu der

Annahme, daß die Ausnutzung der umgesetzten Stoffe eine viel schlechtere wird.

In dem Vergleichsversuch in Luft betrug der Nutzeffekt 79 %. Wenn wir für den Stickstoffversuch 50 % Nutzeffekt rechnen, so haben wir folgendes Verhältnis:

Ausgenutzte Energie { in Luft 657 cal / in Stickstoff 378 cal

Es werden also ca. 42 % Energie weniger erschlossen, wie in Gegenwart des Luftsauerstoffes.

Sehr interessant stellt sich der Vergleich des Umfanges der verschiedenen Prozesse bei ungehinderter und gehinderter Oxydation.

Die folgende Tabelle zeigt die Zahlen:

	Eiweiß		Kohlehydrate	
	in Luft	in Stickstoff	in Luft	in Stickstoff
Hydrolysen	104	40	7	47
Spaltungen	269	151	23	140
Oxydationen	230	0	24	0
	603	191	54	187

Es tritt hier die größere Bedeutung, die die Kohlehydrate bei längerem Hunger im Stoffwechsel des Blutegels gewinnen (s. Teil I) auch beim Stoffwechsel ohne Oxydation sehr scharf hervor.

Während in Luft 2,9 % der Gesamtenergie aus der Spaltung der Kohlehydrate stammte, in Stickstoff beim Ansatzstoffwechsel 12,2 %, kommen hier 37 % auf die Leistung dieser Prozesse.

Die Spaltungen der Eiweißkörper liefern im Hunger nur 40 % der Gesamtenergie, während sie im Ansatzstoffwechsel 63 % lieferten. Trotzdem ist auch hier sehr deutlich zu erkennen, daß relativ der Umfang der Spaltungen beim Abbau des Eiweiß erheblich zugenommen hat, denn hätten die Spaltungsprozesse proportional der geringeren umgesetzten Eiweißmenge abgenommen, so hätten sie nur ca. 100 cal liefern können, während sie 151 geliefert haben.

Zwischen den Zustand im fünften Hungermonat und die Zeit des Stoffansatzes können wir noch einen Versuch aus dem dritten Hungermonat einschieben (Serie XVIII) der ganz ähnliche prinzipielle Verhältnisse zeigt, wie sie im fünften Hungermonat bestehen. Es

sei ohne weiteren Kommentar die folgende Tabelle mitgeteilt, die in derselben Weise berechnet wurde, wie diejenige für Serie XXIV.

Im dritten Hungermonat bei 18,4 °.

	Eiweiß	Kohle-hydrate	
Hydrolysen	51	42	93
Spaltungen	176	126	302
	227	168	395

IV. Der Stoffwechsel bei ungenügender Sauerstoffversorgung.

Als Ergänzung der Erfahrungen über den Stoffwechsel ohne Oxydation sind einige Versuche nicht uninteressant, die bei vermindertem Sauerstoffgehalt der Luft durchgeführt wurden. Der Sauerstoffgehalt betrug 1—2 %, so daß den Tieren, da täglich die Luft gewechselt wurde, für 24 Stunden ein Quantum von 10—20 ccm Sauerstoff zur Verfügung stand. Da ca. 9 g Trockensubstanz sich im Versuch befanden, standen zur Verfügung 70—140 mg pro kg Trockensubstanz und Stunde.

Der mittlere Sauerstoffverbrauch dieser Tiere (3. Hungermonat. Serie XVIII) in Luft betrug 70—80 mg pro kg T.-Stunde, so daß bei vollständiger Ausnutzung gerade genug Sauerstoff vorhanden gewesen wäre.

Bei diesem niederen Partiardruck des Sauerstoffs nahmen die Tiere viel weniger auf, als vorhanden war, es fand keine vollständige Ausnutzung statt, sondern, wie die Berechnung des Gesamtstoffwechsels zeigte, setzte ein Regime ein, das schon in allen wesentlichen Zügen dem Stoffwechsel ohne Sauerstoff entsprach.

Leider stehen nur 2 Versuche, die sich je über 2 Tage erstrecken, als Material zur Verfügung.

Die Umrechnung wurde unter der Voraussetzung gemacht, daß der Kohlenstoff, der in Form von CO_2 abgegeben wurde, 52 % des Gesamtkohlenstoffs betrug, eine Annahme, deren Berechtigung aus den Daten über Kohlenstoffverteilung bei Sauerstoffzufuhr und nach Sauerstoffentziehung (s. o.) hervorgeht.

Als Nutzeffekt wurden 60 % angesetzt, d. h. ein Mittelwert zwischen dem Nutzeffekt ohne Oxydationen (50 %) und jenem bei genügender Sauerstoffzufuhr (70 %).

Die beiden Perioden der geminderten Sauerstoffzufuhr waren nur durch eine zweitägige Zwischenperiode in Luft voneinander getrennt.

In dem ersten Versuch betrug der

Eiweißumsatz 87,5 mg = 518 cal pro kg T.-St.
Kohlehydrate 61,6 „ = 258 „ „ „ „
776 cal

Im zweiten Versuch

Eiweiß 50,0 mg = 297 cal
Kohlehydrate 102,0 „ = 405 „
702 cal

Die Sauerstoffkapazität der umgesetzten Stoffe betrug im ersten Versuch 228 mg, im zweiten 204 mg. Da ein Nutzeffekt von 60 % angesetzt war, so waren zu erwarten als

Sauerstoffverbrauch { Versuch I: 137 mg, „ II: 122 mg.

Tatsächlich betrug der Sauerstoffverbrauch in Versuch I 44 mg, in II 20 mg pro kg T.-Stunde, so daß im ersten Falle 32 %, im zweiten nur 16,4 % der Gesamtenergie aus Oxydationen stammten.

Den Umfang der einzelnen Prozesse gibt die folgende Tabelle:

In 1—2 % Sauerstoff bei 18° alle Werte in cal pro kg T.-Stunde

	Eiweiß		Kohlehydrate	
	I	II	I	II
Hydrolysen	70	41	26	40
Spaltungen	144	109	79	161
Oxydationen	96	28	50	41
	310	178	155	242

In dem zweiten Versuch tritt der Umfang der Oxydationen noch sehr viel stärker zurück, wie im ersten Falle.

Nimmt man einen Mittelwert aus den beiden Versuchen, so ergibt sich ein brauchbarer Vergleichswert mit dem Stoffwechsel in Luft einerseits, in Stickstoff andererseits.

Die folgende Tabelle, die diese Vergleichung enthält, ist aus derselben Versuchsserie (XVIII) berechnet. Sie stellt das Verhalten von Tieren im dritten Hungermonat bei 18° dar:

Dritter Hungermonat bei 18° alle Werte in cal.

in	Eiweiß			Kohlehydrate		
	Luft	Sauerstoff 1—2%	Stickstoff	Luft	Sauerstoff 1—2%	Stickstoff
Hydrolysen	107	55	51	10,2	33	42
Spaltungen	70	126	176	9,8	120	126
Oxydationen	225	62	0	30	46	0
	402	243	226	50	199	168

V. Umsatzgeschwindigkeit und Ausscheidungsgeschwindigkeit.

Wir messen meist die Intensität eines Stoffwechsels an der Menge der Ausscheidungsprodukte, die er in der Zeiteinheit liefert.

In einem sehr kurzen Zeitintervall entsprechen natürlich die ausgeschiedenen Stoffe in keiner Weise den im Stoffwechsel umgesetzten. In den Ausscheidungen erscheinen die Produkte der Stoffwechseltätigkeit stets mit einer Phasenverschiebung. Wählt man die Zeiten der Bestimmung von Stoffwechselgrößen möglichst lang und beobachtet eine Reihe von Perioden unter gleichen Bedingungen, so sind die Ausscheidungen, die man erhält, wirklich ein Maß für den Umfang des Stoffumsatzes.

Ändern sich aber die Bedingungen für den Energieumsatz, so bleibt diese einfache Beziehung nicht mehr bestehen.

Würde für alle Stoffwechselprodukte die Zeit, die zwischen ihrer Entstehung im Stoffwechsel und der Ausscheidung liegt, gleich sein, so wäre das Bild vom Gesamtstoffwechsel, dessen Konstruktion die Ausscheidungsprodukte gestatten, richtig, nur zeitlich verschoben.

Es haben bereits die Untersuchungen an Säugetieren gelehrt, daß verschiedene Produkte in durchaus verschiedener Geschwindigkeit zum Abbau und zur Ausscheidung gelangen.

Läßt man also irgend eine veränderte Bedingung kurze Zeit auf ein Tier wirken, so wird der Stoffwechsel in dieser Zeit entweder gar keine, oder nur eine geringe Änderung in einer bestimmten Gruppe von Ausscheidungsprodukten zeigen und erst in der Zeit, nachdem die ursprünglichen Bedingungen schon wiederhergestellt sind, tritt die Hauptveränderung in den Ausscheidungen ein.

Inwieweit beim Blutegel derartige zeitliche Verschiebungen der einzelnen Prozesse nach Reizwirkungen vorkommen, soll für die Temperaturänderungen und für die Entziehung von Sauerstoff untersucht werden.

Betrachten wir zunächst die Gesamtstickstoffausscheidung und ihre Veränderung bei Temperaturänderungen.

Es läßt sich mehrfach konstatieren, daß bei raschen Temperaturänderungen an den ersten Tagen, die unter höherer Temperatur stehen, die Stickstoffausscheidung stärker erhöht ist, wie es der einfachen Temperatursteigerung entspricht. Bei längerer Dauer der neuen Temperatur stellt sich erst der Zustand ein, der der Höhe der Temperatur entspricht.

Die Zeit, die zwischen dem Beginne des Umsatzes der N-haltigen Stoffe und ihrer Ausscheidung verläuft, ist offenbar durch die Temperatursteigerung abgekürzt worden.

Dies kann durch zwei Faktoren bewirkt werden: Dadurch, daß der Abbau bis zu den ausscheidungsfähigen Stoffen hin rascher verläuft, und dadurch, daß die sekretorische Leistung der Zellen, die die Ausscheidung besorgen, erhöht ist, wenn die Temperatur steigt. Offenbar wirken beide Momente zusammen. Der Stickstoff, der im Anfang der Temperatursteigerung mehr ausgeschieden wurde als in den späteren Tagen, stammt aus Eiweiß, dessen Abbau bereits unter der Wirkung der vorigen, niedrigeren Temperatur, mindestens teilweise, erfolgt war. Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß die Temperaturerhöhung auch dadurch in den ersten Tagen ihrer Wirkung noch eine besonders hohe Steigerung des N-Umsatzes zur Folge hat, daß durch Reizung von Temperatur-Sinnesorganen und von da aus durch Reizung des Zentralnervensystems die Leistung der Muskulatur erheblich gesteigert wird. Die Beweglichkeit der Tiere nimmt mit steigender Temperatur bedeutend zu.

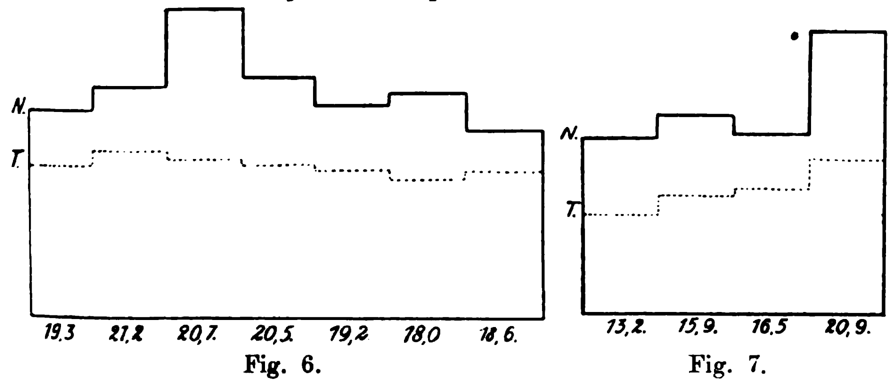


Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 6 und 7 zeigen deutlich den verschiedenen Verlauf der Temperatur (T) und der Stickstoffausscheidung (N). In Fig. 6 z. B. wird das Maximum der Stickstoffausscheidung erst zu einer Zeit erreicht, wo die Temperatur bereits wieder von 21,2° auf 20,7° gefallen ist. In Fig. 7 erfolgt beim Übergang von 13,2° zu 15,9° eine bedeutende transitorische Steigerung der Stickstoffausscheidung, die in der nächsten Periode, bei steigender Temperatur (16,5°) zurückgeht.

Ein deutlicheres Zeichen dafür, daß wirklich Veränderungen in der Ausscheidungsgeschwindigkeit eine Rolle spielen, gibt die Vergleichung der Gesamtkohlenstoffausscheidung mit der Stickstoffausscheidung.

Der geringste Wert, den das Verhältnis von C:N erhalten kann, wenn nur Eiweiß umgesetzt wird, ist 1:3,3. Unter allen anderen Bedingungen muß der Wert höher sein, wenn man ein Zeitintervall nimmt, indem wirklich alle umgesetzten Stoffe auch ausgeschieden werden.

Dies Postulat ist in der Tat stets erfüllt, wenn man Perioden von 4 oder mehr Tagen nimmt. Dagegen kommen Fälle vor, wo in einer zweitägigen Stoffwechselperiode der Wert C:N kleiner wird, wie 1:3,3. Dafür ist er dann nachher um so höher. Derartige Schwankungen des Wertes C:N stehen in deutlicher Beziehung zu Temperaturveränderungen. So betrug in Serie XXIV bei 12,5° der Wert C:N 3,82, an den 2 Tagen darauf bei 14,5° 5,05 und eine weitere Temperatursteigerung auf 16,1° läßt den Wert auf 2,0 sinken, worauf er dann bei 17,9° 4,5 und bei 18,8° 4,42 erreichte. Dann erfolgte bei einer Steigerung auf 20,0° ein Absinken auf 3,1, dem bei fast gleichbleibender Temperatur (20,2°) ein Anstieg auf 4,56 folgte, ein Wert, der bei Absinken der Temperatur auf 18,5° noch eine kleine Steigerung auf 4,65 erfuhr. Wir ersehen hieraus, daß die Ausscheidung von C- und N nicht in derselben Weise durch äußere Einflüsse zeitlich verschoben werden. Eine genauere Analyse für die einzelnen C und N-haltigen Stoffwechselprodukte würde wohl noch mehr Unterschiede zutage fördern, doch fehlen dafür zurzeit noch die nötigen Daten.

Jedenfalls wird man als sicher hinstellen können, daß man ein ganz unzutreffendes Bild von dem Stoffwechsel bei verschiedenen Temperaturen erhält, wenn man sie nur kurze Zeit einwirken läßt. Es muß sich erst ein neuer Gleichgewichtszustand herausgebildet haben, früher kann man über die charakteristische Wirkung einer Temperaturänderung nichts Sicheres sagen.

Von einschneidender Bedeutung würde eine analoge Erkenntnis für die Auffassung der Wirkung der Sauerstoffentziehung sein. Wenn dieser Eingriff die Ausscheidungsgeschwindigkeit der einzelnen Stoffwechselprodukte ändert, so muß dadurch zunächst die Größe des Stoffumsatzes ohne Sauerstoff falsch beurteilt werden. Ist ferner die Ausscheidung von C und N in verschiedener Weise beeinflußt, so muß auch das Urteil über die Zusammensetzung des Stoffwechselmaterials fehlerhaft werden.

Die Frage, ob während des Lebens ohne Sauerstoff Produkte entstanden, die nicht zur Ausscheidung gelangten, sondern erst nachträglich, bei Zufuhr von Sauerstoff entleert wurden, läßt sich nicht in jedem Falle beantworten. Wir können einen Fall angeben, in dem mit hoher Wahrscheinlichkeit ein derartiges Verhalten erschlossen werden kann.

Wenn nach einer Periode der Sauerstoffentziehung bei Luftzufuhr die Ausscheidung des Gesamtstickstoffs oder Gesamtkohlenstoffs höhere Werte erreicht, als dem normalen Leben in Luft entspricht, so dürfen wir wohl annehmen, daß das Plus am ausgeschiedenem N oder C auf Rechnung derartiger Stoffe zu setzen sei. Erfolgt dagegen sogleich oder im Laufe der nächsten Bestimmungsperioden (à 2 Tagen) nur eine Rückkehr zur Norm in der Höhe der C- und N-Ausscheidung, so läßt sich nicht beweisen, daß unter der ausgeschiedenen C- und N-Menge auch Stoffe gewesen seien, deren Abbau im wesentlichen schon in die Zeit des Lebens ohne Sauerstoff fiel, obgleich eine derartige Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist.

Für die Gesamtkohlenstoffausscheidung läßt sich nun (im 10. bis 11. Monat nach der Nahrungsaufnahme, Serie XXIV) keine Steigerung über die Norm in der Periode der Erholung nach Sauerstoffentziehung nachweisen. An den beiden ersten Tagen nach dem Leben ohne Sauerstoff ist vielmehr die Gesamt-C-Ausscheidung niedriger, wie in der Norm, ja sogar niedriger wie während des Stoffwechsels ohne Sauerstoff und erreicht erst in der zweiten Periode, d. h. am 3. und 4. Tage der Erholung den normalen Wert. Anders liegt die Sache für die N-Ausscheidung. Ihre Größe wird ja durch die Sauerstoffentziehung sehr viel stärker beeinflußt, wie die C-Ausscheidung und wenn nun von neuem Luft zugeführt wird, so steigt plötzlich die Stickstoffausscheidung auf Werte, die in der ersten Bestimmungsperiode höher sind, als in der zweiten, in der sie die Norm erreichen.

In schematischer Darstellung mag Fig. 8 die Ausscheidung von

C und N in 4 Perioden darstellen, von denen die zweite das Leben ohne Sauerstoff repräsentiert.

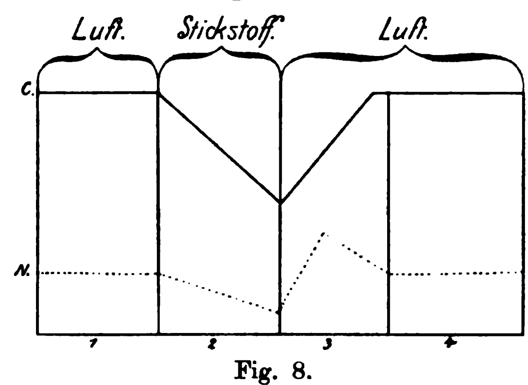


Fig. 8.

Es ergibt sich hieraus, daß wir die Menge N, die beim anaeroben Stoffwechsel umgesetzt wird, zu gering annehmen, wenn wir den Wert der N-Ausscheidung in der anaeroben Periode der Rechnung zugrunde legen.

Es würde dadurch eine Zusammensetzung des Stoffwechsel-Materials vorgetäuscht, die wenig Eiweiß und viel Kohlehydrate enthält.

Wie oben dargelegt, treten nun gerade bei Hirudo im Stoffwechsel ohne Sauerstoff die Kohlehydrate als Stoffwechselmaterial stark in den Vordergrund und es fragt sich, ob dies nicht nur scheinbar der Fall ist.

Wenn man rechnet, daß der N, der in der ersten Periode der Erholung mehr ausgeschieden wird, wie in der zweiten, noch zu dem Umsatz während des anaeroben Lebens hinzugerechnet werden muß, so wird dadurch allerdings das Verhältnis von C : N für diese Periode kleiner.

Rechneten wir vorher C : N = 1 : 6,7, so wird man unter Berücksichtigung dieser Fehlerquelle nur noch 1 : 5,6 rechnen dürfen. Aber dieser Wert ist immer noch höher, wie derjenige, der im normalen Stoffwechsel vorher bestimmt wurde, und der bei 18° etwa 4,2 beträgt. Der C, der aus Kohlehydraten stammt, hat also auch nach dieser Korrektur von 0,9 auf 2,3 zugenommen, d. h. wie 1 : 2,55.

Es würde also das Bild, das wir oben vom Stoffwechsel ohne Sauerstoff entwarfen, in zwei Richtungen eine Korrektur erfahren: die Menge der umgesetzten Energie ist größer, als wir sie ansetzten, und die Kohlehydrate treten nicht ganz so stark als Stoffwechselmaterial hervor, wie es angegeben wurde.

Qualitativ bleibt das Bild insofern richtig, als es zeigt, wie nach Sauerstoffentziehung die umgesetzte Energiemenge abnimmt und die N-freien Stoffe sich stärker wie vorher am Stoffwechsel beteiligen.

Einen weiteren Anhaltspunkt dafür, daß wirklich die Menge der umgesetzten Kohlehydrate im anaëroben Stoffwechsel erheblich zugenommen hat, gibt die Menge des ausgeschiedenen Wasserstoffs, der offenbar aus der Vergärung von Kohlehydraten stammt. Wenn ca. 1—2 mg pro kg T.-Stunde ausgeschieden werden, so muß eine ganz nennenswerte Menge Kohlehydrate umgesetzt worden sein, z. B. werden bei der Buttersäuregärung erst aus 45 mg Zucker 1 mg Wasserstoff gebildet, so daß für den obigen Wert im Mittel 60—70 mg Zuckerverbrauch zu erwarten wären. Das ist nicht viel weniger, als oben für die Kohlehydrate berechnet wurde (68—75 mg pro kg T.-Stunde, s. S. 30.

Wegen der Unsicherheit, die in der Einführung einer Korrektur liegen würde, durch die dem Unterschied von Umsatzgeschwindigkeit und Ausscheidungsgeschwindigkeit Rechnung getragen wird, habe ich sie für die Berechnung vorläufig vernachlässigt, da ich den Nachweis für hinreichend erachtete, daß die wesentlichen Punkte nicht verändert werden.

Für die Geschwindigkeit, mit der ein Stoff ausgeschieden wird, ist natürlich seine physikalische Beschaffenheit und seine chemische Natur von wesentlichem Einfluß. Wir dürfen wohl annehmen, daß ein Gas rascher ausgeschieden wird, wie eine Flüssigkeit, und für die relative Ausscheidungsgeschwindigkeit verschiedener Flüssigkeiten werden die Gesichtspunkte maßgebend sein, die Overton entwickelt hat, so daß Stoffe, die in Cholesterin-Lecithin leicht löslich sind, rascher ausgeschieden werden, wie Stoffe, die schwer oder gar nicht in diese Lösungsmittel gehen.

Es wird bei dieser Betrachtung vielleicht verständlich, warum der Kohlenstoff, der im anaeroben Leben umgesetzt wird, auch zur Ausscheidung gelangt, denn ein Abbau der Kohlehydrate durch Spaltungen (Gärungen) wird zur Bildung von CO_2 und vielleicht Alkohol (oder Aceton) führen, die beide rasch ausgeschieden werden. Für die Eiweißstoffe läßt sich nicht ohne weiteres übersehen, was für Produkte übrig bleiben, wenn man die Oxydation verhindert. Offenbar sind es Stoffe, die nicht, oder doch nur langsam ausscheidungsfähig sind, denn wie gezeigt wurde, erfolgt ja eine nachträgliche Ausscheidung dieser Stoffe bei erneuerter Sauerstoffzufuhr.

VI. Die Erholung nach Sauerstoffentziehung.

Das Problem, das für die Zeit unmittelbar nach einer Periode der Sauerstoffentziehung zu lösen ist, besteht darin: setzen außer

den Prozessen, die im normalen Stoffwechsel in Luft ablaufen, in der Zeit der „Erholung“ besondere Vorgänge ein, die zu dem voraufgegangenen Leben ohne Sauerstoff in Beziehung stehen?

Bei der Diskussion dieser Frage müssen wir Rücksicht auf die eben ermittelte Tatsache nehmen, daß zunächst in der Zeit der Erholung eine Ausscheidung von Stoffen erfolgt, die schon am Stoffwechsel ohne Sauerstoff teilgenommen haben.

Für die Kohlenstoffausscheidung gilt dies nicht und an ihr ist in der Tat nichts Bemerkenswertes in der Erholungszeit zu konstatieren. Im Laufe der ersten 4 Tage nach Luftzufuhr erreicht die Gesamtkohlenstoffausscheidung ihren normalen Wert wieder.

Für die N-haltigen Produkte soll entschieden werden, ob ihre Ausscheidung nur deswegen erst zur Zeit der Sauerstoffzufuhr erfolgte, weil die Ausscheidungsgeschwindigkeit zu gering war, oder ob die Sauerstoffzufuhr direkt insofern an dieser Ausscheidung beteiligt ist, als sie Stoffe, die nicht ausscheidungsfähig sind, oder doch sehr langsam ausgeschieden werden, durch Oxydation in solche Stoffe überführte, die einer raschen Ausscheidung fähig sind.

Eine Entscheidung dieser Frage ist nur durch die Untersuchung der Sauerstoffaufnahme möglich. Erfahren die — ihrer speziellen chemischen Natur nach unbekannten — unvollständigen Abbauprodukte des Eiweiß, die nach Luftzufuhr zur Ausscheidung gelangen, vor ihrer Ausscheidung noch eine Oxydation, so muß sich das in einer Steigerung des Sauerstoffverbrauches gegenüber der Norm zu erkennen geben.

Diese Steigerung ist nun in der Tat in höchst auffälliger Weise vorhanden.

Es seien zunächst zwei Versuche aus dem Hungerstoffwechsel mitgeteilt.

Dritter Hungermonat (Serie XVIII).

Sauerstoffverbrauch bei 18° vor der Sauerstoffentziehung ca. 100 mg pro kg T.-Stunde. Es folgte eine zweitägige Periode ohne Sauerstoff. Am ersten Tage nach der neuen Sauerstoffzufuhr 250 mg Verbrauch, am zweiten Tage 150 mg und am dritten Tage 100 mg. Alle Werte sind auf 18° umgerechnet.

Im vierten Hungermonat (Serie XXIII) war bei 15° der Sauerstoffverbrauch ca. 158 mg (Mittel aus 5 Werten). In den ersten 9 Stunden nach Luftzufuhr betrug er 260 mg, in den folgenden 14 Stunden 183 mg, um dann auf die Norm zu sinken. In diesem Falle hatte die Sauerstoffentziehung nur ca. 24 Stunden gedauert.

In Serie XXIV tritt die Steigerung nicht sehr deutlich hervor, ist aber auch angedeutet.

Sehr deutlich tritt diese Steigerung des Sauerstoffverbrauchs in der Erholungsperiode in den 6 Versuchen mit Sauerstoffentziehung zu je 2 Tagen hervor, die in Serie XV gemacht wurden.

Bei 18° betrug der Sauerstoffverbrauch ca. 120 mg in Luft vor der ersten Sauerstoffentziehung.

Vier Versuche, mit je 2 Tagen Sauerstoffentziehung, die mit je 4 Tagen Abstand voneinander ausgeführt wurden, lieferten folgende Werte:

Sauerstoffverbrauch in den 2 ersten Tagen der Erholung: 221, 204, 183, 180, Mittel ca. 200.

In den Tagen 3 und 4 der Erholung: 155, 130, 148, 161, Mittel ca. 150.

Dann wurde mit 127 mg wieder der normale Wert erreicht.

Bei 12° waren in derselben Serie die Werte folgende:

Vor der Sauerstoffentziehung: 88 mg.

Nach Wiederzufuhr von Sauerstoff in den ersten 2 Tagen 112 mg, an Tag 3 und 4: 73 mg.

Bei 22° wurde ebenfalls ein Versuch gemacht, der folgendes ergab:

Vor der Sauerstoffentziehung ca. 170 mg,
in der Erholung

Tag 1 und 2:	307 mg
Tag 3 und 4:	371 mg
Tag 5 und 6:	164 mg

Aus allen diesen Daten geht hervor, daß nach einer zweitägigen Entziehung des Sauerstoffs bei erneuerter Zufuhr eine ganz erhebliche Steigerung des Sauerstoffverbrauches gegenüber der Norm erfolgt. Die Steigerung beträgt bei 12° 40%, bei 18° etwa 60 bis 70%, bei 22° ca. 80%, wenn man Serie XV zugrunde legt und in Serie XVIII sehen wir sogar 100% Steigerung in den ersten 2 Tagen der Erholung.

Ob all der Sauerstoff, der in diesen Versuchen mehr verbraucht wird, wie unter normalen Bedingungen, nur zur Oxydation unvollständiger Abbauprodukte Verwendung findet, läßt sich nicht entscheiden. Die Frage, ob eine wesentliche Menge dieses Sauerstoffs als „gespeichert" anzusehen ist, wird weiter unten erörtert werden.

Nach 2 Tagen ist im wesentlichen die Zeit der gesteigerten Sauerstoffaufnahme vorbei, nur nach der sehr schwer schädigenden Sauerstoffentziehung bei hoher Temperatur (22—25° C) dauert die

Zeit der Erholung länger und es zeigt sich noch am dritten und vierten Tage, die Sauerstoffaufnahme erheblich gesteigert.

VII. Die Theorie des Lebens ohne Sauerstoff.

Für die Diskussion einiger allgemeiner Fragen, die stets bei der theoretischen Deutung des Lebens nach Sauerstoffentziehung aufgeworfen werden müssen, bietet der Spezialfall des Blutegels geeignetes Material.

Die prinzipiell wichtige Vorfrage ist ja immer die, ob es überhaupt ein Leben ohne Sauerstoff, oder präziser ausgedrückt, ob es ein Leben ohne Oxydationsprozesse gibt, ob nicht vielmehr die Entziehung des Sauerstoffs im Außenmedium nur eine Änderung in der Art der Sauerstoffquellen des Organismus hervorbringt, so daß dieser z. B. aus „Sauerstoffdepots" entnommen, oder durch Reduktion O-reicher Verbindungen gewonnen würde.

Gelingt im einzelnen Falle der Nachweis, daß in der Tat auch ohne irgendwelchen Sauerstoff, der Oxydationen ausführen könnte, das Leben fortbesteht, so verlangt die, in der Pflanzenphysiologie so vielfach diskutierte Frage nach dem Verhältnis des Stoffwechsels mit Oxydationen zu jenem ohne Oxydationen eine Erörterung.

Ob es gleich eine große Anzahl von Wesen gibt, die mehr oder weniger lange Zeit wirklich ohne Oxydationen leben können, so geht doch die große Mehrzahl bei längerer Sauerstoffentziehung zugrunde, und es entsteht die ganz allgemeine Frage, wodurch die Entziehung des Sauerstoffs das Leben schädigt, die Frage nach dem Mechanismus oder besser Chemismus des Todes nach Sauerstoffentziehung.

1. Gibt es beim Blutegel ein Leben ohne Oxydationen?

Der erste und gewöhnlichste Einwand gegen die theoretische Bedeutung der vielfach gemachten Erfahrung, daß Tiere, denen der Sauerstoff des umgebenden Mediums entzogen wird, noch längere Zeit leben können, ist der, daß die Entfernung eine unvollständige gewesen sei.

Diese Befürchtung ist berechtigt, wenn man in relativ großen Rezipienten geringe Substanzmengen der untersuchten Organismen hat, so daß selbst Spuren von Sauerstoff für den Bedarf dieser wenigen Wesen ausreichen könnten. Besonders in der Bakteriologie

ist diese Gefahr der Täuschung durch nicht völlige Entfernung von Sauerstoff groß.

Für den vorliegenden Fall kann man leicht zeigen, daß die Menge Sauerstoff, die zurückgeblieben sein könnte, völlig verschwindet gegenüber der Menge, die die Tiere brauchen würden, wenn sie ihre Energie in normalem Umfange durch Oxydationen deckten.

Bei der sorgfältigen Entfernung alles Sauerstoffs durch den langdauernden Strom reinen Stickstoffs ist die Menge, die zurückgeblieben sein könnte, mit 0,3 mg schon äußerst hoch angesetzt. Die Menge steht für 24 Stunden zur Verfügung. In Luft verbrauchen 30 Tiere (zu 60 g gerechnet) in einem Tage bei 18° C im Zustande des Stoffansatzes 65 mg, d. h. ca. 216 mal so viel. Nun ist allerdings die Energieproduktion beim Leben nach Sauerstoffentziehung eingeschränkt, und beträgt nur ca. 70 % des Umsatzes in Luft, aber trotzdem müßte mindestens die 150fache Menge Sauerstoff, die im höchsten Falle im Außenmedium zur Verfügung stehen könnte, vorhanden sein, wenn die vollbrachten Leistungen auf Oxydationen gerechnet werden sollten.

Der Sauerstoff, der allerhöchstens im Außenmedium zurückgeblieben sein könnte, spielt für die Erhaltung des Stoffwechsels keine Rolle.

Schon in anderen Fällen, in denen man das Leben die Sauerstoffentziehung überdauern sah, wurde die Möglichkeit ausgeschlossen, daß O im Außenmedium doch noch vorhanden sei, und wenn man nun an der Vorstellung festhalten wollte, daß Leben unbedingt an die Gegenwart von Sauerstoff, an die Ausführbarkeit von Oxydationen gebunden sei, so müßte man die Annahme machen, der Organismus enthielte O in „gespeicherter“ Form. Eine Analogie für eine derartige Möglichkeit lag ja in der bekannten Fähigkeit des Hämoglobin und Hämocyanin, sowie der entsprechenden Achroglobine der Mollusken.

Daß dieser Modus der O-Speicherung hier und da zur Verwendung gelangt, soll in keiner Weise bestritten werden, im Gegenteil liefert die vergleichende Physiologie Beispiele, die wohl mit größter Wahrscheinlichkeit in diesem Sinne gedeutet werden dürfen. Nun scheint mir die Leistungsfähigkeit solcher Depots ganz außerordentlich überschätzt worden zu sein.

Die Speicherung des O an hämoglobinartigen Körpern ist sehr wenig raumökonomisch: ein sehr großes Molekül speichert ein Molekül Sauerstoff.

Wir wollen für den Blutegel durchrechnen, welche Sauerstoffmengen auf diesem Wege gespeichert werden könnten.

Rechnen wir als unwahrscheinliche Maximalannahme, daß ca. ein Viertel alles Eiweiß, das der Blutegel enthält, die Eigenschaft der O-Speicherung in der Stärke wie das Hämoglobin besäße, so ergibt sich folgendes:

Auf 100 g Trockensubstanz würden 15 g derartiger Substanz entfallen, d. h. auf ein Tier von 2 g Lebendgewicht nur 60 mg. 100 g Hämoglobin speichern ca. 188 mg Sauerstoff, also 60 mg speichern nur 0,113 mg O_2.

Ein Tier verbraucht aber im Laufe eines Tages bei 18° im Ansatzstoffwechsel ca. 2,2 mg O, d. h. ca. 20mal so viel und unter Berücksichtigung des herabgesetzten Umsatzes nach Sauerstoffentziehung noch immer ca. 14mal so viel. D. h. der gespeicherte Sauerstoff würde im höchsten Falle den Bedarf für ca. 1—2 Stunden decken können.

Auch diese Erklärung des Lebens nach Sauerstoffentziehung erweist sich also als quantitativ völlig ausgeschlossen. Dasselbe gilt in erhöhtem Maße natürlich für den Sauerstoff, der physikalisch absorbiert in den Geweben enthalten sein könnte.

Bei Egeln, die noch reichlich Blut im Darm haben, liegt es nahe, daran zu denken, daß etwa der Sauerstoffvorrat des hier aufgehobenen Hämoglobins verwertet werden könnte, aber wie die Untersuchung lehrt, ist schon bei Egeln, die in Luft leben, dieses Blut vollständig reduziert.

Es liegt endlich noch die theoretische Möglichkeit vor, daß leicht reduzierbare Stoffe beim Leben ohne Sauerstoff reduziert werden könnten und daß ihr Sauerstoff zu Oxydationen Verwendung finden könnte. Als Typus solcher Stoffe sei an das Methylenblau und seine Verwandten erinnert, die zu Leukobasen reduziert werden könnten. Im allgemeinen wird man derartigen Prozessen eine Bedeutung im Leben nach Luftentziehung nicht unbedingt absprechen können. Sie stellen eine raumökonomischere Art der Sauerstoffspeicherung dar wie das Hämoglobin und könnten gegebenenfalls auf Stunden das Leben erhalten, aber für den Blutegel entbehrt die Annahme ihres Vorhandenseins jeder Basis, ja ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, wegen der Abgabe von Wasserstoffgas. Wären derartige Stoffe in nennenswerter Menge vorhanden, so müßten sie von dem naszierenden Wasserstoff reduziert werden und letzterer könnte nicht als Gas entweichen.

Wir kommen nach alledem zu dem Ergebnis, daß bei Berücksichtigung aller Möglichkeiten doch entschieden behauptet werden muß, daß der Blutegel eine nicht unbeträchtliche Zeit hindurch (mehrere Tage) vollständig ohne Oxydationen leben kann. Die möglichen Reste von Sauerstoff reichen kaum zur Deckung des Bedarfs in den ersten Stunden.

Aus diesen Berechnungen über die mögliche Maximalmenge des gespeicherten Sauerstoffs geht auch gleichzeitig hervor, daß der gesteigerte Sauerstoffverbrauch, der in der Erholungsperiode nach Sauerstoffentziehung so stark hervortritt (s. o.), nicht auf Rechnung von „gespeichertem" Sauerstoff gesetzt werden kann. Die Menge Sauerstoff, die 30 Tiere etwa speichern könnten, ist mit 3,4 mg schon sehr hoch angenommen, während die Sauerstoffmenge, die über die Norm heraus in 4 Tagen der Erholung von anaerobem Leben verbraucht wurde, etwa 20 mg beträgt.

2. Das Verhältnis des normalen zum anaeroben Stoffwechsel.

Wenn wir bestimmten Organismen den Sauerstoff entziehen, so dokumentieren sie plötzlich eine Fähigkeit, die vorher häufig gar nicht an ihnen zu bemerken war, sie vermögen in einem oft sehr beträchtlichen Umfange nicht oxydative Spaltungen auszuführen, bei denen Energie frei wird, wie dies in typischer Weise bei den Gärungen der Fall ist.

Die Deutung dieses Befundes konnte nach zwei Richtungen versucht werden: entweder gingen die fraglichen Spaltungsprozesse auch schon normalerweise vor sich, wenn auch in geringerem Umfange, oder der Organismus war zwar im Besitze der chemischen Mittel, mit denen derartige Spaltungen ausgeführt werden können (Gärungsenzyme), gebrauchte sie aber nicht eher, als bis der Sauerstoff ihm entzogen wird.

Die letztere Auffassung ist sehr unbefriedigend, und so ist denn viel Mühe darauf verwandt worden, den Nachweis zu bringen, daß auch schon bei Gegenwart von Sauerstoff dieselben Spaltungen im Stoffwechsel vor sich gehen, wie sie das anaerobe Leben so deutlich zeigt.

Der Weg, der eingeschlagen wurde, bestand darin, daß man typische Produkte des Spaltungsabbaus besonders der Kohlehydrate in den Organismen nachzuweisen suchte. Die Untersuchungen über Alkohol in Pflanzen gehören hierher.

Ferner suchte man intracellulare Fermente nachzuweisen, die Spaltungen bewirken.

In beiden Richtungen sind bedeutsame Resultate erzielt, die für eine prinzipielle Übereinstimmung von aerobem und anaerobem Stoffwechsel sprechen. Auf diese Forschungen soll an anderer Stelle näher eingegangen werden.

Im I. Teil dieser Untersuchung wurde nun aus den Stoffwechselbilanzen des normalen Blutegels der Nachweis erbracht, daß nicht oxydative Spaltungen hier eine unerwartet bedeutende Rolle spielen. Während ca. 10 % der gewonnenen Energie auf Hydrolysen zu setzen waren, kamen auf Spaltungen ca. 30 % und auf Oxydationen ca. 60 %.

Wird der Partiardruck des Sauerstoffs herabgesetzt, etwa auf 0,1 des normalen, so nehmen die Oxydationen an Bedeutung gewaltig ab und die Spaltungen dementsprechend zu. Bei dem angegebenen niederen Sauerstoffgehalt der Luft von 1–2 % hat sich das quantitative Verhältnis von Oxydationen und Spaltungen fast genau umgekehrt. Die Oxydationen liefern ca. 25 % der Gesamtenergie oder weniger, die Spaltungen ca. 58 %.

Gehen wir nun zu dem Zustande nach vollständiger Sauerstoffentziehung über, so spielen, wie oben bewiesen, die Oxydationen, quantitativ betrachtet, überhaupt keine Rolle mehr und die Spaltungen liefern 80—90 % der gesamten Energie, die unter diesen Umständen überhaupt frei wird, den Rest natürlich die Hydrolysen.

Ein prinzipieller Gegensatz zwischen aerobem und anaerobem Stoffwechsel besteht also beim Blutegel in keiner Weise, es treten nur Prozesse, die vorher in viel geringerem Umfange abliefen, in den Vordergrund.

Das Problem, welches das Leben ohne Sauerstoff uns stellt, läßt sich nach diesen Erfahrungen so formulieren: Warum ist bei Gegenwart von Sauerstoff der Umfang der nicht oxydativen Spaltungen so gering? denn hier liegt offenbar der Punkt, der einer theoretischen Deutung bedarf. Daß, sobald die Oxydationen unmöglich geworden sind, die nicht oxydativen Prozesse allein den Stoffwechsel erhalten, ist sehr verständlich.

Das Überwiegen der Oxydationen über die Spaltungen bei dem Partiardruck des Sauerstoffs, der in der Luft herrscht, ist nach ganz allgemeinen naturwissenschaftlichen Prinzipien durchaus verständlich.

Für den Umfang, in dem irgend ein Prozeß, bei dem Energieumwandlungen erfolgen, abläuft, ist maßgebend die Menge Energie,

die durch ihn frei wird. Der Prozeß, bei dem am meisten Energie frei wird, ist der wahrscheinlichste (Boltzmann), und er wird quantitativ um so mehr in den Vordergrund treten, je wahrscheinlicher er gegenüber anderen, gleichfalls möglichen Prozessen ist. Wenden wir diese allgemeine Betrachtung der Wahrscheinlichkeit eines Prozesses, wie sie Boltzmann für viele Fälle als anwendbar erkannt hat, auf das quantitative Verhältnis der nebeneinander ablaufenden Spaltungen und Oxydationen an, so werden uns bei genügend hohem Sauerstoffdruck die Oxydationen als die wahrscheinlichsten Prozesse erscheinen, weil durch sie in der Zeiteinheit mehr Energie frei wird, wie durch nicht oxydative Spaltung derselben Substanzmenge.

Wird der Partiardruck des Sauerstoffs herabgesetzt, so muß bei genügender Herabsetzung ein Punkt kommen, wo die oxydativen Prozesse verlangsamt werden, d. h. wo die Energiemenge, die sie in der Zeiteinheit liefern, geringer wird. Dadurch nimmt ihre größere Wahrscheinlichkeit gegenüber den Spaltungen ab. Wir werden einen Punkt erhalten, an dem beide Prozesse gleich wahrscheinlich sind und daher in gleichem Umfange ablaufen.

Bei noch weiterer Herabsetzung des Partiardruckes des Sauerstoffs wird die Wahrscheinlichkeit der Oxydationen immer geringer, die der Spaltungen bleibt unverändert, d. h. sie werden gegenüber den Oxydationen bei niederem Sauerstoffdruck sogar die wahrscheinlicheren sein und so einen größeren Umfang gewinnen als diese, wie wir es bei 1—2 % Sauerstoff tatsächlich sahen. Endlich bei völligem Mangel von Sauerstoff sind die Oxydationen ∞ unwahrscheinlich, es bleiben nur die Spaltungen.

3. Die Ursachen der Schädigung durch Sauerstoffentziehung.

Ist durch die ganzen vorhergehenden Untersuchungen deutlich geworden, daß

1. ein Stoffwechsel ohne Oxydationen auf längere Zeit beim Blutegel möglich ist, und daß
2. dieser Stoffwechsel keine prinzipiellen, sondern nur quantitative Unterschiede gegenüber dem normalen zeigt;

so bleibt jetzt die Frage zu beantworten, warum der Blutegel nur eine begrenzte Zeit ohne Sauerstoff leben kann, worin die Schädigungen bestehen, die offenbar durch die Entziehung des Sauerstoffs, durch die Unmöglichkeit zur Ausführung von Oxydationen gesetzt werden.

Einen Anhaltspunkt dafür, in welcher Richtung wir die Schädigung zu suchen haben, geben die vorher dargestellten Prozesse bei der Erholung. Wir sahen, daß erhebliche Substanzmengen im anaeroben Leben zwar oberflächlich abgebaut wurden, daß sie aber nicht so weit verarbeitet werden konnten als nötig war, um sie ausscheidungsfähig zu machen.

Es muß also beim Leben ohne Sauerstoff eine Anhäufung von intermediären Stoffwechselprodukten im Körper stattfinden. Wie wir weiter sahen, handelt es sich dabei in erster Linie um N-haltige Stoffe, um intermediäre Produkte des Eiweißstoffwechsels.

Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir an saure Zwischenprodukte des Eiweißabbaus denken und uns dementsprechend die Schädigung des Lebens nach Sauerstoffentziehung als eine Acidosis, eine endogene Säurevergiftung vorstellen.

In diesem Zusammenhange betrachtet wird dann ja auch die mehrfach gemachte Beobachtung verständlich, daß alkalische Reaktion des Mediums, bzw. Injektion alkalischer Lösungen das Leben ohne Sauerstoff verlängert, eben weil die Alkalien die Ausbildung der Acidosis verlangsamen.

Wären die Ausscheidungsorgane imstande, diese Säuren zu entfernen, würden wir sie im umgebenden Medium finden, so wären sie damit unschädlich gemacht. Es ist aber gar nicht gesagt, ja es ist nicht einmal wahrscheinlich, daß diese sauren Produkte überhaupt in die zirkulierenden Körperflüssigkeiten gelangen, viel wahrscheinlicher ist es, daß jede einzelne Zelle nach Sauerstoffentziehung unfähig wird, die fraglichen intermediären Produkte zu entleeren.

Auf die Beziehung zwischen der Exkretion und der Fähigkeit des Lebens ohne Sauerstoff wurde schon in einer früheren Arbeit für die Protozoen hingewiesen, dort handelte es sich um die Frage, welches Protozoon geeigneter sein würde, anaerob zu leben, wenn die Stoffwechselprodukte ausscheidungsfähig wären. In jenem Falle trat die Bedeutung der quantitativ leistungsfähigeren Ausscheidungseinrichtungen deutlich hervor, während wir beim Blutegel in einer Vermehrung oder Vergrößerung der Ausscheidungsorgane keinen Vorteil sehen würden, da es sich ja um qualitative Unterschiede handelt, um die Fähigkeit oder Unfähigkeit, bestimmte Stoffe auszuscheiden.

In diesem Zusammenhange erscheint es wichtig, darauf hinzuweisen, daß, soweit man erkennen kann, die anaeroben Stoffwechselprodukte des Kohlehydratumsatzes sich nicht im Körper

anhäufen, sondern ausgeschieden werden. Sie sind, wie schon oben betont, leichter ausscheidungsfähig als die des Eiweißabbaus. Wenn wir diesen Umstand in Betracht ziehen, so wird es verständlich, wodurch die Kohlehydrate im allgemeinen als anaerobes Stoffwechselmaterial besser brauchbar und dementsprechend weiter verbreitet sind als die Eiweißstoffe: sie liefern auch anaerob ausscheidungsfähige Endprodukte.

Die Protozoen hatten in großem Umfange Kohlehydrate (Glykogen) als anaerobes Stoffwechselmaterial und infolgedessen trat bei ihnen keine rasche Vergiftung mit nicht ausscheidungsfähigen intermediären Stoffwechselprodukten ein. Ebenso liegt es bei den Ascariden (und Taenien?), die für ihr anaerobes Leben in so gewaltigem Umfange Kohlehydrate als Material verwerten. Der Blutegel mit seiner eiweißreichen Kost und dementsprechend eiweißreichen Körpersubstanz ist hierin viel schlechter gestellt.

Denkbar ist natürlich auch eine Einrichtung, die es ermöglicht, intermediäre Produkte des Eiweißabbaus auszuscheiden, und für ein Tier, das diese Fähigkeit hätte, würden Kohlehydrate als anaerobes Stoffwechselmaterial keinen Vorteil bieten.

VIII. Ernährung und Stoffwechsel anderer Gnathobdelliden.

Ob andere Klassen des Tierreichs einen prinzipiell ebenso gearteten Stoffwechsel haben, wie der Blutegel, muß wegen völligen Mangels vergleichbarer Werte dahingestellt bleiben. Wir wollen aber einmal die biologischen Konsequenzen aus der Annahme ziehen, daß innerhalb der Hirudineen überall dieselben generellen Verhältnisse herrschten, d. h. daß auch die übrigen Hirudineen bei niederer Temperatur einen reinen Eiweißstoffwechsel hätten, daß bei höherer Temperatur die Menge der N-freien Stoffe, die verbraucht werden, rascher zunähme wie die des Eiweißes, und daß die Größenordnung des Stoffumsatzes etwa die gleiche sei.

Überblicken wir die Familie der Gnathobdelliden, so sehen wir in der gemäßigten Zone unsere einheimischen Egel: Hirudo, Aulastomum, Nephelis, die in Gräben und Sümpfen wohnen, im Herbst in Starre verfallen und auch in den warmen Monaten eine Temperatur von 25° C wohl nur selten und auf kurze Zeit zu ertragen haben, beträgt doch die mittlere Julitemperatur in Mitteleuropa nur 20° C.

Dagegen besitzt auch die Tropenzone Blutegel, und zwar in manchen Gegenden in unvergleichlich viel gewaltigerem Maße, wie

unsere Zonen. In den Lagunen um Mexiko, im Amazonenstrom, in Senegambien, auf Céylon, den Philippinen und Sundainseln gibt es Blutegel teils in ungeheuren Massen. Besonders auf den genannten Inseln werden die Landblutegel, die in den feuchten Tropenwäldern, zumal in der Regenzeit, die Gewässer verlassend, im Gras wie auf den Bäumen leben, zu einer wahren Plage, von der noch jüngst die Sarasin eine lebhafte Schilderung entwarfen.

Alle diese Tropengegenden liegen innerhalb der Jahresisotherme von + 25°. Hier haben die Tiere jahraus jahrein eine Temperatur auszuhalten, die am Tage nicht unter 30° sein dürfte, und für kürzere Zeiten noch höhere Werte erreichen wird.

Wie gestaltet sich bei ihnen der Stoffwechsel?

Daß er viel intensiver ist, wie bei unseren trägen Sumpfbewohnern, lehrt die einfache Beobachtung der außerordentlich raschen Bewegungen dieser lästigen Schmarotzer.

Bei uns einen Blutegel zum Anbeißen zu bringen, dauert eine ganze Weile, er saugt sich wohl fest, aber ehe er die Kiefer einschlägt, läßt er sich reichlich Zeit. Die tropischen Landblutegel beißen dagegen viel rascher zu, als den Menschen lieb ist, und jede nicht gut geschützte Körperstelle ist in den betreffenden Gegenden rasch mit Blutegeln besetzt. Kein Wunder, wenn wir bedenken, daß ihr Stoffwechsel und damit auch wohl die Leistungen ihres Nervensystems ca. 9—10 mal so rasch ablaufen (bei 30° C), wie beim europäischen Egel (15° C).

Entsprechend dem intensiveren Stoffwechsel muß auch der Verbrauch aufgenommener Nahrung sehr viel rascher erfolgen. Denken wir uns einen ungarischen Blutegel zu Anfang des Sommers einmal reichlich Blut saugen, so hat er mit der Verarbeitung allein ein halbes Jahr zu tun und kann dann noch mindestens ein weiteres Jahr von den aufgespeicherten Reservestoffen leben und da er im ganzen Winter, mindestens 5 Monate lang, in starrem Zustande keinen merkbaren Stoffwechsel hat, so würde er, wenn er am 1. Mai 1906 gezogen hätte, erst am 15. September 1908 wieder Nahrung haben müssen.

Bei einem Tropenegel würden sich dieselben Vorgänge im Laufe von etwa 2—3 Monaten abspielen.

Aber außerdem würde bei der hohen Temperatur, bei der der Tropenblutegel lebt, viel mehr Kohlehydrate erforderlich sein, als bei der niederen des Egels der gemäßigten Zone. Im Blute sind diese nicht geboten, es stellt wohl bei 15—20° ein ideales Nahrungsmittel für einen Blutegel dar, da es die Nahrungsstoffe in dem Ver-

hältnis enthält, wie sie im Stoffwechsel gebraucht werden, aber für einen Tropenegel würde es viel zu wenig Kohlehydrate enthalten. In der Tat leben auch die Tropenblutegel nicht vom Blutsaugen. In jenen Gegenden, in denen sie in ungeheuren Mengen im menschenleeren Urwald vorkommen, fiel es den SARASIN auf, daß unmöglich auch nur der kleinste Teil der Tiere je Menschenblut zu saugen bekommen könnte, und auch die untersuchten Säugetiere zeigten keine Bißwunden.

KENNEL[1]) hat seinerzeit an amerikanischen Landblutegeln den Darminhalt untersucht und gibt an, daß die Nahrung dieser Tiere aus terrikolen Oligochäten und Schnecken besteht.

Er sagt (l. c. p. 54): „Es scheint daraus hervorzugehen, daß diese Hirudineen kein Blut saugen, zumal ihnen die Einrichtungen zum Anschneiden größerer Tiere fehlen und auch der Darmkanal keinen Raum bietet zur Aufspeicherung größerer Massen, sondern daß sie von kleineren Tieren leben, die sie entweder ganz verschlucken, oder ähnlich wie Planarien aussaugen."

Oligochäten sowohl wie Schnecken sind viel reicher an Kohlehydraten als das Wirbeltierblut, eignen sich also viel besser als Nahrung für Tropenegel. Auch bei uns kommen allerdings Egel vor: Nephelis, Aulastomum, die ebenso von kleinen Wirbellosen. Insektenlarven, Turbellarien, Schnecken leben.

Bei der hohen Temperatur ist vor allem das Sauerstoffbedürfnis immens gesteigert, und es bleibt fraglich, ob bei dem Mangel aller Atmungsorgane eine so hohe Leistung, wie sie bei 30—35° C vollbracht werden müßte, wenn Sauerstoff allen Geweben in genügender Menge geboten werden soll, überhaupt realisierbar ist, ob nicht vielmehr im Stoffwechsel dieser Tiere Hydrolysen und Spaltungen eine noch wesentlich bedeutendere Rolle spielen, wie bei unseren Egeln, und die Tiere fähig machen, eine wenigstens in den wärmeren Tageszeiten wahrscheinlich unzureichende Sauerstoffversorgung immer wieder auszuhalten. Es wurde oben betont, daß Kohlehydrate ein günstigeres Material für anaerobes Leben darstellen, als Eiweißstoffe, so daß die Vermutung nahe liegt, die tropischen Blutegel wären durch ihre kohlehydrat-reichere Nahrung und damit wahrscheinlich auch reichlicheren Kohlehydratreserven besser imstande Sauerstoffmangel zu ertragen, als die Egel der gemäßigten Zone, was

[1]) J. KENNEL, Über einige Landblutegel des tropischen Amerika. Zool. Jahrb., Abt. f. System. u. Biologie, Bd. 2, 1887, p. 37—64.

in guter Beziehung zu der größeren Häufigkeit einer ungenügenden Sauerstoffversorgung bei ihnen stehen würde.

Durch die Erforschung des Stoffwechsels der Tropenblutegel würde es möglich sein, festzustellen, wie diese Tiere die „Anpassung“ an die verschiedenen Existenzbedingungen vollbracht haben, auf welchem der vielen möglichen Wege die Natur in diesem Falle den tatsächlichen Zustand geschaffen hat. Ein europäischer Blutegel würde unter den Lebensbedingungen, die die Tropenegel auszuhalten haben, nicht lebensfähig sein. Nur um auf diese Art der Problemstellung hinzuweisen, nicht um einige Phantasien über mögliche Stoffwechselprozesse auszuspinnen, habe ich mir diesen Hinweis auf das Leben der tropischen Blutegel erlaubt, wozu ich besonders durch ein Gespräch mit Herrn PAUL SARASIN angeregt wurde.

Serie XV. 30 Tiere im dritten bis sechsten Monat des Stoffansatzes. Am Ende der Serie herrscht ungefähr Stoffwechselgleichgewicht. Parallelversuch zu Serie XIV in Teil I dieser Untersuchungen.

Nr.	Trocken-Substanz in g	Zeit in Stunden	Temperatur °C	C als CO_2 mg	N als NH_3 mg	Rest N mg	Schleim-N mg	Schleim-Trocken-Substanz mg	Sauerstoffverbrauch mg	Bemerkung
1	13,01	46,0	15,3	30,6	11,0	3,1	2,3	23,1	80,4	
2	12,9	48,8	16,7	22,4	—	2,0	1,5	14,8	0,0	in Stickstoff
3	12,9	45,3	17,6	27,1	10,7	9,4	0,7	18,0	120,3	
4	12,8	47,5	17,9	36,3	10,5	3,4	2,4	34,9	92,3	
5	12,8	47,8	18,5	23,1	4,9	2,3	1,4	8,4	0,0	in Stickstoff
6	12,7	47,0	18,1	28,9	4,9	8,8	1,8	11,4	123,1	
7	12,7	47,8	17,9	34,1	9,2	3,7	2,1	15,1	76,3	
8	12,6	47,8	17,8	21,3	2,8	3,3	0,4	10,5	0,0	in Stickstoff
9	12,6	47,5	18,0	21,8	10,2	3,7	0,4	17,0	109,8	
10	12,5	47,3	17,7	33,5	6,2	—	2,5	—	83,2	
11	12,0	47,8	17,9	16,6	2,8	3,2	1,5	11,4	0,0	in Stickstoff
12	11,0	48,0	18,1	25,9	6,7	9,1	3,0	30,6	96,5	
13	11,0	47,4	18,4	32,3	7,0	—	5,8	32,0	89,5	
14	10,6	47,3	19,4	31,9	6,6	8,1	2,8	30,3	81,8	
15	10,6	49,8	20,5	39,3	8,6	—	1,1	16,2	94,4	
16	10,2	45,0	20,6	20,7	10,4	—	1,4	14,4	65,0	
17	9,9	46,5	20,7	19,8	9,6	5,9	2,5	23,1	70,0	
18	9,9	48,0	19,4	23,0	6,5	9,3	1,7	20,0	60,1	
19	9,5	48,3	18,8	20,0	9,7	7,3	2,5	13,2	54,5	
20	9,5	48,8	18,4	17,8	8,0	2,8	1,0	19,0	31,4	
21	9,5	53,5	18,5	16,4	7,0	2,8	1,5	18,0	68,5	
22	9,4	42,5	18,2	13,6	6,9	3,2	1,4	—	37,1	
23	9,4	46,3	15,3	10,0	5,5	2,7	1,7	20,7	30,0	
24	9,3	47,0	12,5	10,8	4,5	2,7	1,1	9,2	34,9	
25	9,3	50,9	11,5	7,1	2,1	1,7	1,3	6,5	0,0	in Stickstoff
26	9,2	45,6	11,0	5,6	3,7	2,1	1,0	7,3	42,0	
27	9,2	49,6	10,8	10,3	3,7	3,1	1,3	23,6	29,3	
28	9,1	52,0	11,0	6,9	2,7	2,6	1,4	18,0	33,5	
29	9,1	42,0	13,2	9,9	3,4	3,1	1,4	11,8	28,7	
30	9,0	47,8	15,9	15,1	4,6	4,6	1,5	17,0	40,5	
31	9,0	48,7	16,5	15,6	5,6	3,7	1,1	13,3	53,8	
32	8,9	45,3	20,9	19,3	8,6	4,1	2,7	21,1	101,7	
33	8,9	48,8	24,9	25,2	8,9	9,4	2,7	22,2	121,6	
34	8,8	47,3	25,3	27,2	9,0	7,0	1,4	35,6	119,0	
35	8,8	48,0	24,8	ca 22,0	—	—	—	—	0,0	in Stickstoff
36	3,8	41,4	21,7	4,8	3,8	3,4	1,1	—	45,5	
37	3,8	48,4	20,3	11,1	4,5	3,8	0,6	8,8	45,3	
38	3,7	48,0	19,5	8,1	5,3	2,8	1,0	—	16,8	
39	3,7	47,8	17,9	7,7	3,9	3,0	0,8	—	ca. 17,5	
40	3,7	47,3	17,4	5,4	3,4	1,7	0,8	7,6	14,0	
41	3,6	48,3	17,8	6,7	4,1	1,7	1,1	6,6	16,6	
42	3,6	48,4	17,1	6,5	3,5	2,1	0,4	3,7	12,0	
43	3,6	47,1	16,2	7,4	3,0	2,8	0,4	11,9	20,0	

Serie XVIII. 21 Tiere, die ca. vor 9 Monaten zum letzten Male Blut gezogen haben, sich also im dritten Hungermonat befinden.

Nr.	Dauer in Stunden	Temperatur in °C	Gewicht in g	Sauerstoffaufnahme in mg	Kohlensäureabgabe in mg	Stickstoff als NH_3 in mg	Reststickstoff in mg	Bemerkungen
1	46,0	17,8	48,9	ca.50	ca.80	9,7		
2	47,0	17,9	47,9	18,2	59,4	6,2		in 1,5% Sauerstoff
3	47,8	18,2	45,0	40,6	58,4	9,3		
4	48,0	18,1	44,7	9,1	59,3	3,4		in 2,0% Sauerstoff
5	47,0	17,1	44,5	46,3	51,3	5,5	2,7	
6	47,3	18,4	44,2	35,7	57,3	2,5	5,6	
7	47,8	18,5	43,8	0,0	63,2	1,7	2,5	in Stickstoff
8	48,5	18,4	40,4	93,0	62,1	4,8	—	
9	46,5	19,3	38,8	41,4	52,7	6,7	2,7	

Serie XXIV. Tiere haben vor ca. 11 Monaten zum letzten Male Blut gezogen, befinden sich also im fünften Hungermonat.

Fortsetzung der Tabelle in Teil I dieser Arbeit.

								Restkohlenstoff in mg	
7	47,8	20,0	136,0	113,7	104,5	17,8	9,6	56,0	
8	48,3	20,2	135,0	227,0	350,8	21,0	19,6	89,0	
9	48,3	18,5	129,0	173,0	233,4	19,2	15,4	87,0	
10	48,2	17,1	119,0	0,0	149,3	5,1	9,0	55,0	i.Stickstoff
11	47,7	16,4	102,0	117,8	61,2	13,8	4,8	41,0	
12	54,3	16,3	101,6	139,9	166,8	6,5	9,0	52,8	

Serie XV. Alle Werte auf kg Trockensubstanz und Stunde bei 18° C umgerechnet.

Nr.	Gesamtstickstoff mg	Gesamtkohlenstoff mg	Stickstoff als NH_3 mg	Kohlenstoff als CO_2 mg	Stickstoff als Schleim mg	Kohlenstoff als Schleim mg	
4	25,1	96	17,4	60,9	2,5	24,4	
5	12,3	71	7,5	35,2	2,2	5,6	in Stickstoff
6	25,7	98	8,1	47,8	3,1	8,1	
7	23,3	89	17,0	56,9	3,5	10,6	
8	11,1	64	4,7	36,6	0,7	7,6	in Stickstoff
9	23,8	90	17,1	36,5	0,7	11,9	
11	12,3	72	5,0	29,5	2,6	8,4	in Stickstoff
12	35,1	134	12,4	48,3	5,6	24,1	

Serie XI.

Nr.	Dauer in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureproduktion pro kg Trocken-Stunde in mg	
1	19,0	19,0	64,2	
2	10,0	19,0	81,0	
3	12,0	18,5	51,8	in Stickstoff
4	10,5	18,0	45,0	
5	12,0	18,0	43,1	
6	9,8	18,0	32,8	
7	14,75	18,0	29,5	
8	11,0	18,0	60,5	
9	13,0	17,0	84,0	
10	8,75	17,0	75,6	
11	13,25	17,0	92,0	
12	11,0	17,0	50,0	
13	13,25	16,5	47,7	

Serie V.

Nr.	Dauer in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureproduktion pro kg Trocken-Stunde in mg	
1	10	21,0	108,0	
2	15	21,0	106,0	
3	21	20,0	79,0	
4	9,5	20,0	149,0	in Stickstoff
5	14,0	20,0	93,0	
6	12,5	20,0	94,0	

Serie XII.

Nr.	Dauer in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureproduktion pro kg Trocken-Stunde in mg	Bemerkung
1	20,0	19	30	
2	9,0	19	40	
3	13,5	18,5	30	
4	9,25	18	17,8	
5	13,5	18	17,9	in Stickstoff
6	10,0	18	18,6	
7	13,5	18	18,8	
8	12,0	18	20,2	
9	11,5	17,5	19,4	
10	8,5	17,0	35,1	
11	12,25	17,0	35,4	
12	11,0	17,0	28,8	
13	12,25	16,5	32,6	
14	9,0	17,0	—	
15	14,75	17,0	26,3	
16	23,5	17,0	27,7	
17	23,75	17,0	28,3	
18	23,75	18,5	31,8	
19	24,5	19,25	45,0	
20	23,75	19,25	—	
21	24,0	19,0	36,5	
22	23,0	19,0	33,8	in Stickstoff
23	24,0	18,75	29,7	
24	24,0	17,0	24,3	
25	23,5	16,0	25,7	
26	24,0	15,0	23,5	
27	24,0	15,0	12,7	in Stickstoff
28	24,5	15,0	27,0	
29	24	—	—	
30	41,25	14,5	19,4	
31	24	—	—	
32	23,5	13,6	27,7	
33	24,0	13,0	19,8	

Serie XV. Angaben für die einzelnen Tage.

Tag 31—47 und 58—67 sind ausgelassen.

Nr.	Zeit in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureabgabe pro kg Trocken-Substanz in mg	Sauerstoffverbrauch pro kg Trocken-Substanz in mg	Bemerkungen
1	23,5	13,8	160	89	
2	22,5	14,1	155	98	
3	22,75	14,94	149	117	
4	23,25	15,8	212	129	
5	22,75	16,48	155	0,0	in Stickstoff
6	26,0	16,9	110	0,0	
7	22,5	17,39	144	237	
8	22,75	17,7	201	212	
9	24,0	17,8	205	152	
10	23,5	18,08	232	123	
11	23,25	18,52	163	0,0	in Stickstoff
12	23,5	18,62	120	0,0	
13	23,5	18,15	160	257	
14	23,5	18,13	193	156	
15	23,75	18,1	184	93	
16	24,0	17,7	230	162	
17	24,0	17,78	145	0,0	in Stickstoff
18	23,75	17,9	114	0,0	
19	24,25	18,0	101	178	
20	23,25	17,85	170	199	
21	24,0	17,55	182	118	
22	23,35	17,82	245	171	
23	24,0	17,92	182	0,0	in Stickstoff
24	23,75	17,85	49	0,0	
25	24,0	18,1	155	203	
26	24,0	18,17	206	164	
27	24,58	18,3	191	166	
28	22,75	18,52	267	191	
29	23,58	19,05	193	135	
30	23,75	19,8	274	191	
48	22,5	15,85	63,2	66,0	
49	23,75	14,7	103,0	71,8	
50	26,0	13,0	83,0	78,7	
51	21,0	12,0	100,0	89,0	
52	24,7	11,6	48,4	0,0	in Stickstoff
53	26,25	11,3	60,1	0,0	
54	23,5	11,0	35,1	135,0	
55	22,2	10,9	63,5	61,8	
56	25,3	10,8	97,0	66,1	
57	24,3	10,8	67,2	72,2	
68	24,4	24,3	275	213	
69	24,0	25,55	145	136	
70	24,33	25,15	231	200	
71	23,0	25,5	250	200	
72	23,5	24,9	230	0,0	in Stickstoff
73	24	—	—	0,0	
74	19,3	22,02	56	325	
75	22,3	21,45	160	213	
76	24,3	20,4	280	171	
77	24,1	20,14	172	189	

Serie XVIII.

Nr.	Zeit in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureabgabe in mg	Sauerstoffverbrauch in mg	Bemerkungen
9	23,0	16,6	23,7	33,0	
10	24,0	17,6	25,6	11,8	
11	23,0	18,4	18,2	14,4	
12	24,3	18,4	36,2	19,6	
13	23,3	18,3	38,5	0,0	in Stickstoff
14	24,5	18,6	22,1	0,0	in Stickstoff
15	23,7	18,4	32,0	58,3	
16	24,8	18,5	31,5	36,2	
17	22,5	18,8	34,7	26,8	
18	24,0	19,9	24,0	19,8	

Serie XXIII.

Nr.	Zeit in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureabgabe in mg	Sauerstoffverbrauch in mg	Bemerkungen
1	23,0	14,8	17,5	27,0	
2	25,5	14,0	18,0	23,4	
3	25,0	13,5	17,0	28,4	
4	21,0	13,4	20,4	27,7	
5	5,33	13,75	52,2	0,0	in Stickstoff
6	5,0	13,9	27,9	0,0	in Stickstoff
7	5,0	14,0	19,2	0,0	in Stickstoff
8	8,0	14,0	22,0	0,0	in Stickstoff
9	9,0	14,3	21,8	54,0	
10	14,0	14,1	11,4	32,5	
11	24,5	14,0	19,5	35,5	

Serie XXIV.

Nr.	Zeit in Stunden	Temperatur in °C	Kohlensäureabgabe pro kg Trocken-Stunde in mg	Sauerstoffverbrauch pro kg Trocken-Stunde in mg	Bemerkungen
1	25,5	19,6	102	85	
2	22,25	20,2	—	—	
3	24,5	20,4	261	168	
4	23,75	19,8	274	178	
5	24,5	18,9	208	146	
6	23,75	18,1	166	130	
7	25,0	17,4	101	0,0	in Stickstoff
8	23,2	16,8	163	0,0	in Stickstoff
9	24,0	16,5	72	116	
10	23,7	16,3	50	119	
11	23,0	16,1	151	133	
12	31,5	16,3	146	117	

Osservazioni ultramicroscopiche sui processi fermentativi.

Ricerche del Dr. **Alberto Aggazzotti**,
Lavoro eseguito nel Laboratorio di fisiologia di Torino,
diretto dal Prof. A. Mosso.

Mit 1 Tafel.

(Der Redaktion zugegangen am 17. September 1906.)

I processi digestivi sono generalmente caratterizzati dal fatto che in essi una sostanza colloide si trasforma in sostanza facilmente diffusibile attraverso le membrane animali. Tali processi, come é noto, sono, se non determinati, certo accelerati immensamente dai fermenti, i quali alla loro volta sono pure sostanze colloidali.

Per quante ipotesi si sieno fatte sul meccanesimo di tale azione catalitica, pure non si é finora quasi uscito dal campo delle speculazioni. Per alcune catalisi inorganiche si ammette che si formino reazioni intermedie, nelle quali il catalizzatore entra in combinazioni instabili dalle quali poi si rigenera. Per altre reazioni, come per es. per l'azione catalizzatrice della spugna di platino sulle reazioni dei gas, si ammette che la catalisi dipenda dalla maggior solubilità e quindi dalla maggior concentrazione dei gas nella spugna stessa. Tali spiegazioni sono forse applicabili anche all'azione catalizzatrice dei fermenti, ma, ripeto, fino ad ora nessuna prova esiste che autorizzi una simile conclusione.

L'osservazione diretta della sostanza sottoposta alla digestione e del fermento, come é possibile grazie all'ultramicroscopio, potrebbe forse permettere di gettar luce sul problema, quali sieno i rapporti fra il fermento e sostanza digerita; in ogni modo é cartamente interessantissimo vedere quali sono i cambiamenti che i granuli colloidali subiscono durante la digestione, quando vanno scomparendo e quando il colloide si trasforma in cristalloide. Tale argomento, fino ad ora non ancora studiato, mi parve meritevole di essere preso in esame. In questa nota mi limiterò di descrivere le osservazioni che ho fatte,

coll'apparecchio di Siedentopf e Zsigmondy, su alcuni processi fermentativi e cioé sulla digestione di un idrato di carbonio, l'amido cotto, usando come fermenti la taca-diastasi, la saliva, o il succo pancreatico, e sulla digestione di due sostanze proteiche la gelatina e l'ovoalbumina colla papaiotina.

Coll' illuminazione focale laterale, come si ottiene sia col dispositivo di Siedentopf e Zsigmondy [1]), sia col semplice ultramicroscopio di Cotton e Mouton [2]), si rendono visibili le particelle sospese in un liquido, anche quelle le cui dimensioni non arrivano al limite di risoluzione del microscopio comune. Per brevità non starò a descrivere questi apparecchi già abbastanza noti.

Siedentopf e Zsigmondy col procedimento d'esame all'ultra-microscopio hanno potuto riconoscere la presenza di particelle in tutte le soluzioni colloidali conosciute. Queste particelle si presentano come punti intensamente illuminati e agitate da continui movimenti browniani. Col loro dispositivo le particelle, rimanendo illuminate soltanto lungo il decorso dei raggi luminosi che attraversano la soluzione, limitano nel campo scuro del microscopio un doppio cono luminoso come si vede nelle figure delle tavole.

Per studiare i processi fermentativi all'ultra-microscopio o riempivo la celletta dell'apparecchio di Siedentopf colla soluzione in esame e lasciavo che la digestione decorresse alla temperatura del laboratorio 22°—24°; oppure mettevo la soluzione da digerire in un matraccio, che tenevo in termostato a 40° e la esaminavo di tanto in tanto. Tutte le soluzioni, fatte in acqua distillata, erano ben filtrate prima di usarle e conservate il più possibile sterili con l'aggiunta di canfora.

Digestione degli idrati di carbonio.

Per ben seguire coll'ultra-microscopio il processo fermentativo, é necessario distinguere nettamente i granuli colloidali della sostanza che si deve digerire e quelli del fermento. Sotto questo punto di vista, fra i diversi amidi é preferibile quello di frumento; questo. quando é cotto e in soluzione diluita si presenta all'ultramicroscopio con granuli piccoli, ma ben visibili di colore giallo chiaro fig. 1, tav. I.

---

1) H. Siedentopf und R. Zsigmondy, Über Sichtbarmachung und Größenbestimmung ultramikroskopischer Teilchen mit besonderer Anwendung auf Goldrubingläser. Ann. d. Physik 10, 1903.

2) Cotton et Mouton, Les objects ultra-microscopiques. Revue gen. de Scien., 15. Décembre 1903.

L'amido cotto di riso e di patata (almeno quelli che avevo a mia disposizione) hanno granuli colloidali molto più piccoli, tali che si intravvedono soltanto nel cono luminoso del microscopio e non sarebbe possibile per es. numerarli. In soluzione concentrata, per es. 1 %, i granuli di tutti tre questi amidi, di frumento, di riso, di patata, illuminano talmente il cono dei raggi che non si distinguono fra loro, e i tre amidi hanno il medesimo aspetto. Se però si diluiscono quaste soluzioni gradatamente e nella stessa proporzione, si osserva che il cono luminoso per la fecola di riso e di patata va a poco a poco spegnendosi e finisce per scomparire, senza che si abbia una risoluzione ottica dei granuli colloidali, mentre il cono luminoso per la fecola di frumento a un certo grado di diluizione, presenta una miriade di granuli splendenti, agitati da attivissimi movimenti browniani.

ZSIGMONDY [1]) chiama i granuli colloidali della prima specie amicroni, quelli della seconda specie submicroni.

Non tutti i granuli di una soluzione di amido cotto si presentano all' ultra-microscopio ugualmente grossi, ciò succede in generale per tutte le soluzioni colloidali. ZSIGMONDY valuta in media la grossezza del granulo colloidale dell'amido solubile (non dice di che amido) a 5 $\mu\mu$. Talora anche i granuli colloidali di frumento sono in massima parte amicroni, ciò dipende probabilmente dalle modalità seguite nel preparare la soluzione, modalità che però non ho potuto ben precisare.

La temperatura, per es., alla quale si é cotto l' amido ha una grande influenza sull' aspetto della soluzione all' ultra-microscopio. Se si sospendono 5 grammi di amido di frumento crudo in un litro d' acqua e si riscalda gradatamente a bagno-maria, esaminandone il filtrato coll' ultra-microscopio alle diverse temperature, si osserva che fino alla temperatura di 60° l' amido non si trova in soluzione colloidale e nel filtrato non vi sono granuli, aumentando la temperatura si va formando un cono luminoso da prima debolissimo poi più distinto, ciò indica che nel liquido si trovano in sospensione particelle che diffrangono la luce, ma esse sono formate di amicroni che non si distinguono l' uno dall' altro. Continuando il riscaldamento, prima di raggiungere la temperatura di ebollizione, dopo i 95°, la concentrazione della soluzione colloidale aumenta rapidamente, il cono é illuminato con intensità e in esso si vedono numerosissimi

---

[1]) R. ZSIGMONDY, Zur Erkenntnis der Kolloide. Gustav Fischer, Jena 1905.



submicroni. Se l'aumento di temperatura nella soluzione avvienne molto lentamente cosi che il riscaldamento è assai prolungato, la stessa soluzione di fecola di frumento diventa distintamente colloidale, con granuli submicroni, anche ad una temperatura inferiore di 95° vicino a 90°.

La soluzione colloidale di amido muta d'aspetto anche spontaneamente col tempo; i granuli diventano gradatamente meno numerosi e meno distinti, alcuni si riuniscono in piccoli gruppetti e, se la soluzione era molto diluita, col tempo scompaiono completamente Una soluzione acquosa di salda d'amido di frumento al 0,5 ‰ mantenuta sterile con pezzetti di canfora e conservata alla temperatura ambiente di 22°—25°, dopo 10 giorni presentava un numero molto minore di granuli colloidali di quando fu preparata, dopo 25 giorni non si vedeva più nessun granulo colloidale e il campo dell' ultra microscopio era completamente buio. La soluzione che all' inizio dava la colarazione azzurra collo iodio, ora non dà più nessuna colorazione, ma riduce il liquido di Fehling. Alterazioni simili furono asservate da Wilhelm Biltz e Mme. Z. Gatin Gruzewska [1]) nelle soluzioni acquose di glicogeno puro; probabilmente anche in questo caso era avvenuta la saccarificazione spontanea del polisaccaride, per cui la modificazione dell' aspetto della soluzione colloidale era determinata dalla trasformazione chimica della sostanza disciolta.

Invece Zsigmondy [2]) avrebbe osservato che una soluzione di amido al 3 % fatta alla temperatura di ebollizione, presentava dopo il raffreddamento un cono luminoso omogeneo in cui non si vedevano dei granuli; la stessa soluzione tenuta ad una temperatura di 3°—10° centigr. presentava dopo alcuni giorni numerose particelle luminose molto grosse di 50 fino a 100 $\mu\mu$.

Digestione dell' amido con la taca-diastasi.

Dopo aver fatto queste ricerche preliminari, ho incominciato quelle sulla digestione dell' amido e per mettermi sempre nelle stesse condizioni, preparavo soluzioni al 0,5 %, che riscaldavo fino ad ebollizione per 5 minuti, poi filtravo dopo raffreddamento e diluivo portandole al 0,5 ‰.

---

[1]) M. W. Biltz et Mme. L. G. Gruzewska, Observations ultramicroscopiques sur des solutions de glycogène pur. Compt. Rend. de l'Accad. de Scien., 19 Septem. 1904.

[2]) Zsigmondy, loc. cit. pag. 174.

La fig. 1 della tav. I rappresenta appunto come si vede una tale soluzione all'ultra microscopio.

Il primo fermento che ho esperimentato é stato la taca-diastasi, preparata dalla casa PARKE-DAVIS e Co. secondo il procedimento del Dr. IOKICHI TAKAMINE. La taca-diastasi é un fermento molto attivo, che agisce bene anche alla temperatura ambiente; esso contiene molte sostanze che non sono colloidali; esaminata all' ultra-microscopio in soluzione al 0,5 % si pre senta con un cono luminoso debolissimo e con granuli colloidali molto splendenti e colorati, ma non molto numerosi. Quando alla soluzione di salda d'amido si aggiunge un po' di questo fermento — in generale mettevo l' 1—2 % di fermento — i granuli colloidali di quest' ultimo rimangono confusi in mezzo ai numerosissimi granuli di amido e più non si distinguono. I movimenti browniani aumentano e l'occhio deve fare uno sforzo maggiore per fissare i granuli; dopo pochi secondi questi appaiono più grossi, più luminosi, a contorni sfumati e osservati attentamente a forte ingrandimento, per es. coll' oculare 18, si vede che non sono più isolati, ma formano gruppetti di due o tre granuli. Questi gruppetti sono intensamente illuminati, in essi si vedono i granuli ben distinti che vibrano continuamente, mentre tutto il gruppo nel suo insieme si sposta e si rotola.

Sul principio non tutti i granuli colloidali sono riuniti a gruppetti, ma fra questi se ne vedono ancora molti liberi fig. 2 tav. I poi gradatamente i gruppetti vanno facendosi più numerosi, mentre alcuni vanno riunendosi fra di loro per formare ammassi più grandi fig. 3 tav. I; dopo mezz' ora tutti i granuli di amido sono agglutinati, pochissimi granuli rimangono liberi e il cono luminoso é divenuto molto meno rischiarato. A mano a mano che i coaguli di granuli ingrossano, pare che le singole particelle che li costituiscono vadano perdendo la loro individualità, esse hanno dei movimenti vibratori sempre più deboli e mentre in origine erano splendenti e gialli ora sono diventati poco luminosi e pallidi con contorni sfumati: alcuni granuli poi si presentano anche colorati in rossiccio, altri in verde pallido, altri in turchino.

Dopo un'ora non si vedono più piccoli coaguli, ma solo grossi; in essi si possono contare da 50—100 granuli, hanno forma e grandezza molto varia, i maggiori arrivano fino ad una superficie di 300 $\mu\mu$ quadrati circa. Fra gli ammassi il campo del microscopio é quasi completamente buio, il cono luminoso non é più nettamente visibile, vi si vede ancora qualche granulo isolato che conserva immutati i suoi caratteri e che vi si trova nello stesso numero tanto dopo un'ora,

come dopo dieci ore di digestione: questi granuli, come vedremo, sono i granuli del fermento.

Questo fenomeno d' agglutinamento dei granuli non procede fino a dare un ammasso unico, ma la riunione reciproca dei diversi gruppi s' arresta dopo un certo tempo; dopo un' ora o due pare avvenga anzi una scomposizione degli ammassi. Nel campo del microscopio infatti, compaiono gruppi più piccoli, di pochi granuli, intensissimamente illuminati e colorati, gruppi che risaltano sul colore pallido degli altri coaguli e che certamente all' inizio della digestione non esistevano. In questi piccoli e nuovi gruppetti, troviamo alcuni caratteri che li distinguono dai piccoli gruppetti di granuli che si formano al principio della digestione. Essi sono formati di 3—5 granuli, talora disposti a catena, alcuni dei quali sono molto più grossi degli altri, almeno lo sembrano per l' intensa luce che irradiano, non hanno movimenti vibratori molto attivi, mentre tutto il gruppetto si muove nel suo insieme. La luce che viene diffratta da questi gruppetti può essere colorata in tutti i colori dell' iride e si diffonde con circoli concentrici all' intorno.

Dopo 24—30 ore, i grossi coaguli sono diminuti di numero, ma non sono scomparsi completamente, mentre i piccoli gruppetti, che vedremo essere non più amido, ma destrina, sono aumentati, ma non di molto; nel campo del microscopio se ne vedono fino a 6—10. La digestione arrivata a questo punto, procede lentissimamente e anche dopo due o tre giorni sul liquido vi sono sempre dei grossi coaguli, dei gruppetti di destrina e dei granuli liberi, rimasti indifferenti, almeno apparentemente durante tutto il periodo della digestione. Se però si mette il liquido che digerisce in termostato a 40°, il processo fermentativo procede molto più attivamente, i grossi coaguli vanno in breve tempo diminuendo di numero e quelli che rimangono non sono tutti formati di piccoli granuli uguali e pallidi, ma fra essi si vedono dei granuli più grossi e più luminosi: i piccoli gruppetti molto luminosi aumentano: la soluzione allora ci si presenta come nella fig. 4 della tav. I.

Si possono distinguere e caratterizzare all' ultra-microscopio i prodotti intermedi della digestione dell' amido? Certo il maltosio non é più visibile all' ultra-microscopio, perché esso non é un colloide, ma un cristalloide. L' ultra-microscopio però potrebbe forse permettere la distinzione degli altri prodotti intermedii.

Sull' inizio della digestione fino che procede l' agglutinamento dei granuli e anche quando questo é completo, il liquido dà collo

iodio una colorazione azzurra immutata; questa si fa più debole, poi diventa violacea quando i grossi gruppi di granuli incominciano a diminuire di numero e a trasformasi nei piccoli gruppetti luminosi: a mano a mano chè aumentano questi e quelli diminuiscono in proporzione, la colorazione collo iodio diventa sempre più rossastra: in fine quando collo iodio non otteniamo più nessuna colorazione, nel liquido non vediamo più raggruppamenti di molti granuli, ma solo qualche piccolo e raro gruppo di granuli intensamente luminosi. Come si vede i diversi prodotti intermedii, ammessi da molti autori, l' amilodestrina, l' eritrodestrina e l' acrodestrina non sono distinguibili coll' ultra-microscopio. Noi non differenziamo che i piccoli gruppi di granuli più grossi e più luminosi, e poiché quando essi sono in sufficiente concentrazione si ha la colorazione rossa collo iodio, sono da ritenersi formati di eritrodestrina.

Secondo E. DUCLAUX [1]) il passaggio dell' amido in maltosio si farebbe con un solo prodotto intermedio, la destrina; le classificazioni in amilodestrina, in destrina α, β, γ, δ, ecc. ecc. maltodestrina e in altre sostanze mal definite, non sarebbero che artificiali, e starebbero solo ad indicare diverse mescolanze di amido e destrina, destrina e maltosio; mescolanze che, secondo l' autore, sarebbero concepibili, data l' estrema difficoltà nel separare destrina pura.

Senza volere confermare questa supposizione di E. DUCLAUX, basandoci sulla sola osservazione ultra-microscopica, bisogna convenire che i diversi cambiamenti di colore nella reazione collo iodio, coincidono con miscugli in diversa proporzione di gruppi di granuli di amido e di gruppi di granuli di destrina. Se centrifughiamo lungamente il liquido dopo due ore dall' inizio della digestione, quando in esso si vedono distintamente i due diversi gruppi di granuli, noi possiamo separare una parte superiore di liquido quasi limpida, una parte inferiore di liquido molto torbida. Mentre prima della centrifugazione si otteneva una colorazione violetta collo iodio, ora nella parte più limpida abbiamo una colorazione decisamente rossiccia, nella parte più torbida una colorazione bluastra: nell' una coll' ultra - microscopio distinguiamo numerosi i granuli di destrina, nell' altra i grossi gruppi di granuli di amido. ZSIGMONDY [2]) nell' ordinare in una tavola schematica le diverse soluzioni colloidali, secondo la grandezza delle loro particelle, colloca la destrina sotto all' amido come se fosse formata di granuli più piccoli, amicroni

---

[1]) E. DUCLAUX, Traité de Microbiologie. Paris 1899, p. 404.
[2]) ZSIGMONDI, loc. cit. pag. 44.



inferiori a 5 $\mu\mu$ e per questa loro estrema piccolezza di granuli, la considera come una forma di passaggio fra i cristalloidi e i colloidi. Ciò non concorda con quanto abbiamo osservato noi, nel trasformarsi in destrina il granulo colloidale di amido non diventerebbe più piccolo, ma più grosso o più luminoso, almeno nella digestione coi fermenti. Se anche si esamina all' ultra-microscopio della destrina pura, come é messa in commercio dalla casa Merck, sospesa nell'acqua fredda e filtrata (il filtrato non é mai limpido) si può vedere che esso ha esattamente l'aspetto che noi abbiamo descritto: ad una sufficiente diluizione e a un forte ingrandimento, si vedono dei gruppetti di parecchi granuli grossi, e se vi sono dei granuli isolati, essi sono sempre maggiori di quelli dell' amido, come si vede nella fig. 5 della tavola I.

Se la destrina Merck si riscalda, la soluzione diventa limpida e all' ultra microscopio non si vede più nulla, nemmeno il cono illuminato, ciò che indica che non vi sono nemmeno granuli amicroni.

Quando ad una soluzione di destrina si aggiunge un po' di taca-diastasi, si vedono i gruppetti di granuli diminuire gradatamente di numero, senza però che si osservi una diminuzione in volume o qualche altro mutamento nei granuli stessi. Probabilmente questa diminuzione di numero corrisponde alla formazione di maltosio.

Furono emesse diverse teorie per spiegare il processo della saccarificazione dell' amido: secondo i più una molecola di amidulina si scinderebbe durante il processo fermentativo, contemporaneamente in destrina e in maltosio; ciascuna destrina si scinderebbe poi in destrina più semplice e maltosio. Secondo altri invece la formazione di destrina e maltosio sarebbero fenomeni susseguenti non concomitanti; Musculus [1]) nella sua teoria dello sfogliamento ammette che la molecola di amido sia formata da un insieme di foglietti che si staccano e si isolano alternativamente, gli uni sarebbero foglietti di destrina, gli altri per idratazione diverrebbero maltosio. Questa teoria é specialmente besata sul fatto, che alla fine della digestione si trova sempre nel liquido una parte di destrina non trasformabile in maltosio. Noi sappiamo però che ciò non é esatto e possiamo in vario modo spostare l' equilibrio finale e fare progredire la digestione: A. Fernbach e J. Wolff [2]) hanno dimostrato, che se esistono delle

---

[1]) M. Musculus, Ann. de Phys. et de chym. 3ª S., t. LX, p. 203 e 4ª S., t. VI, p. 177.

[2]) Mm. A. Fernbach et J. Wolff, Sur la transformation présque integrale en maltose des dextrines provenent de la saccharification de l'amidon. Comp. Rend. de l'Acc. de Scienc. T. CXLII, 1216.

destrine non trasformabili in maltosio, esse non rappresentano che una frazione infima dell' amido primitivo.

Comunque si voglia ammattere che avvenga la saccarificazione dell' amido era da aspettarsi di vedere un graduale impicciolimento dei granuli per scissione della fecola.

Ciò noi non abbiamo riscontrato, anzi la destrina si presenta con granuli maggiori di quelli dell' amido. La destrina che si ottiene mettendo a digerire dell'amido di patata o di riso ha all' ultra-microscopio un aspetto perfettamente identico a quella che ha nella digestione dell' amido di frumento, sebbene i granuli colloidali di quest' ultimo siano maggiori degli altri.

Né si osserva un graduale impicciolimento dei granuli di destrina; quando questa si trasforma in maltosio, noi vediamo soltanto che essi scompaiono dal campo del microscopio ma non sappiamo in che modo.

Digestione dell' amido con la saliva.

La saliva pura di cane, raccolta da una fistola parotidea in seguito ad iniezioni di pilocarpina, si presenta all' ultra-microscopio come una soluzione colloidale che ha un cono non molto illuminato. La saliva non é un colloide puro, é una miscela di varii colloidi, contiene granuli colloidali amicroni e submicroni di varia grossezza: quali di questi granuli sieno quelli proprii del fermento, la ptialina, non si può sapere. La digestione dell' amido cotto colla saliva, differisce chimicamente de quelle che abbiamo studiate colla taca-diastasi, in ciò che essa s' arresta al maltosio; ma i prodotti intermedii della digestione sono gli stessi. La digestione dell' amido cotto colla saliva, osservata all' ultra-microscopio, é identica a quella colla taca-diastasi, perciò per brevità non farò che trascrivere le osservazioni fatte durante un' esperienza.

20. 6. 06. Ore 8.30. Temp. 22°. A 25 cc. di una soluzione al 0,5 $^0/_{00}$ di amido di frumento cotto, aggiungo 5 cc. di saliva parotidea, agito e osservo immediatamente la miscela all' ultra-microscopio. Si vedono distintamente numerosi granuli colloidali; ma non si distinguono quelli della saliva: i movimenti browniani sono attivissimi.

Ore 8,45. — I granuli colloidali non si distinguono più bene, sono riuniti in piccoli gruppetti; i movimenti vibratori dei granuli sono ancora molto attivi. Lo iodio dà col liquido una bella colorazione azzurra.

Ore 9. — I gruppi di granuli sono ingrossati, in essi si distinguono bene le singole particelle, essendo diminuiti i movimenti vibratorii. Fra i gruppi di granuli si vedono ancora delle particelle libere, il cono luminoso é diminuito. Una goccia del liquido si colora in azzurro collo iodio.

Ore 9,30. — Non si vedono più piccoli gruppi di granuli, ma soltanto grossi agglomeramenti: fra questi le particelle libere sono pressapoco immutate. Reazione collo iodio intensa.

Ore 12. — I gruppi di granuli sono ancora ben distinti, in essi i granuli sono immobili e alcuni si mostrano colorati. La reazione collo iodio é meno intensa, il colore azzurro più pallido.

Ore 14. — I grossi gruppi di granuli sono diminuiti di numero, si vedono invece alcuni gruppetti di destrina. Le particelle colloidali rimaste libere non sono mutate. Collo iodio si ha una colorazione viola.

Ore 17. — La destrina é aumentata, vi sono sempre grossi gruppi di granuli e le solite particelle colloidali libere. La colorazione collo iodio é rosso bruna.

Ore 8. — (secondo giorno) Lo stesso aspetto, i grossi gruppi di granuli sembrano diminuiti, la destrina vi si trova pressapoco immutata. La medesima colorazione collo iodio.

Ore 12. — Nessun mutamento.

Ore 8. — (terzo giorno) I grossi gruppi di granuli sono molto diminuiti di numero, in quelli che rimangono si distinguono dei granuli più grossi e splendenti, gli altri granuli del gruppo sono poco luminosi e confusi. Collo iodio si ottiene una leggerissima colorazione bruna.

Ore 12. — I grossi gruppi di granuli si sono disgregati, non rimangono che dei piccoli gruppi che sembrano frammenti di quelli, in essi si vedono dei granuli più grossi e più splendenti. La reazione collo iodio é debolissima. Vi sono sempre le solite particelle colloidali libere, e si vede ancora illuminata, benché leggermente, la regione del cono.

A questo punto ho interrotto l'esperienza, che avrebbe certamente condotto a quell'equilibrio finale al quale si arriva anche colla taca-diastasi.

Digestione dell'amido col succo pancreatico.

Il succo pancreatico puro, che cola da una fistola del pancreas n seguito ad iniezioni endovenose di secretina, si presenta all'ultra-

microscopio come un colloide più concentrato della saliva parotidea: il cono di color grigio bluastro é più illuminato e in esso si distinguono numerosissimi piccoli granuli splendenti. Il succo pancreatico contiene diversi fermenti e, fra questi, un' amilasi, che idrolizza l' amido cotto trasformandolo in maltosio. Il succo pancreatico reso leggermente acido può spingere la digestione anche fino al glucosio

Il potere digestivo del succo pancreatico sull' amido cotto é maggiore di quello della saliva; ma, se si eccettuano le conseguenze che un' azione catalitica più intensa avrà sul decorso del processo fermentativo, tutte le trasformazioni che abbiamo osservate nel granulo colloidale dell' amido cotto sotto l' azione della taca-diastasi e della saliva, si ripetono anche col succo pancreatico.

Saccarificazione dell' amido cogli acidi.

È noto che anche gli acidi possono produrre lo saccarificazione dell' amido, e che la loro azione catalitica é proporzionale alla concentrazione degli idrogenioni. La saccarificazione dell' amido cogli acidi, procede alquanto diversamente di quello che non avviene coi fermenti.

Sull' inizio, quando alla soluzione di salda d' amido s' aggiunge la soluzione dell' acido (adoperavo l' acido solforico al 2 $^0/_{00}$) si osserva un aggruppamento dei granuli di amido che é molto simile a quello che abbiamo già descritto; ma in seguito noi non assistiamo alla formazione dei gruppetti di destrina, oppure, se ve ne sono, sono rarissimi.

Il liquido dà sempre collo iodio una bella colorazione azzurra come se avessimo in soluzione solo amido, mentre in realtà esso va acquistando la proprietà di ridurre l' ossido idrato di rame. il che dimostra che si forma dello zucchero. Dopo due giorni, se si eccettua una diminuzione notevole dei gruppi di granuli nulla é mutato. Fra i fiocchi di granuli non si vede nessun granulo libero e il campo del microscopio è perfettamente buio.

Mettendo la soluzione in termostato a 40° ed esaminandola dopo 10—12 giorni si vede che i grossi agglutinamenti non sono ancora del tutto scomparsi, ma che in essi i granuli più non si distinguono. Fra i diversi gruppi poi osservando attentamente si vedono dei granuli minutissimi, che non sono in numero sufficiente da rendere il cono luminoso. Questi granuli potrebbero essere di destrina, in questo caso essi avrebbero un aspetto diverso dei granuli di destrina ottenuti nella digestione dell' amido coi fermenti.

Digestione delle sostanze proteiche.

Per studiare i processi digestivi delle sostanze proteiche all'ultramicroscopio mi sono servito di una proteasi vegetale, la Papaiotina Merck. Questo fermento non é altro che la Papaina purificata e che si estrae dalla Carica papaya. Noi non sappiamo ancora bene se questo fermento scinde le sostanze proteiche fino alla formazione del peptone, oppure se essa arriva fino alla formazione degli amido acidi: ciò a noi poco importa, perché questi ultimi prodotti della digestione, non essendo più sostanze colloidi, sfuggono all'esservazione coll'ultra-microscopio.

Sintonine.

La papaiotina a differenza della pepsina, agisce bene nelle sostanze proteiche anche se esse non sono state prima trasformate in sintonine. Interessandomi però conoscere se questo primo prodotto della digestione gastrica aveva dei caratteri tali all'ultramicroscopio da differenziarlo dalla sostanza proteica genuina, ho trasformato in sintonine coll'acido cloridrico delle soluzioni di albumina e di gelatina e le ho esaminate prima e dopo.

Una soluzione genuina di bianco d'ovo filtrata ed esaminata all'ultra-microscopio, prima della sua trasformazione in sintonina si presenta diversamente a seconda che é stata o no liberata dalle globuline con una corrente di anidride carbonica. Nel primo caso ha l'aspetto di una soluzione colloidale fatta esclusivamente di amicroni, il cono di luce é omogeneo e solo qualche caro granulo vibra sul fondo grigio-azzurro. Nel secondo caso la soluzione di bianco d'ovo presenta un cono luminoso molto meno omogeneo, vi si vedono numerosissimi submicroni di diversa grossezza. L'una e l'altra soluzione diluite con egual volume di una soluzione al 0,2 % di acido cloridrico di peso specifico 1002 e trasformate completamente in sintonine dopo 24 ore di termostato a 40°, non presentano all'ultramicroscopio alcun cambiamento. Solo il cono invece di una minore luminosità in seguito alla diluizione, appare più splendente. Se la soluzione d'ovo albumina viene trasformata in sintonina con soluzioni più concentrate di HCl, al 0,396, al 0,606, al 0,792, al 0,794 % il cono luminoso appare sempre più illuminato, ma non si mettono in evidenza dei granuli; la soluzione, veduta per trasparenza, diventa sempre più opalina.

La gelatina in soluzione diluita (in generale usavo soluzioni al 0,5 %) sciolta a caldo, poi raffreddata e filtrata, presenta, esaminata

all' ultra-microscopio, numerosi granuli colloidali molto diversi in grossezza di color giallo fig. 6 tav. I: la stessa soluzione tornata ad esaminare quando, per azione dell' acido cloridrico, é trasformata in sintonina, non si presenta in mulla mutata.

Dovremmo ora esaminare ciò che avviene quando la soluzione di albumina o di gelatina subiscono il processo di fermentazione colla papaiotina: prima però dobbiamo fare alcune considerazioni sull' aspetto ultra-microscopico della soluzione pura di papaiotina.

Papaiotina.

La papaiotina ha un aspetto molto diverso a seconda che essa si trova in soluzione acquosa più o meno diluita. In soluzione al l' 1--5 $^0/_{00}$ esaminata subito appena é stata preparata e filtrata, contiene un grande numero di granuli colloidali, molto visibili, di color giallo rossiccio. La soluzione così diluita non rimane però tale ed esaminata parecchie ore dopo presenta un numero molto minore di punti luminosi, i suoi granuli colloidali si sono riuniti in piccoli gruppi.

In soluzione più concentrata 8—10 $^0/_0$ la papaiotina si presenta all' ultra-microscopio, con un cono molto luminoso di color grigio verdastro, con pochi granuli colloidali e di diversa grossezza, meno luminosi che nella soluzione diluita (vedi la metà superiore della fig. 10 alla tav. I).

Se si diluisce questa soluzione di papaiotina con un po' d' acqua distillata (sopra 10—15 cc. della soluzione di fermento basta aggiungere 7—8 goccie di acqua) nel cono compaiono numerosissimi e grossi granuli, molto luminosi, che irradiano all' intorno una luce spesso colorata in rosso o giallo o verde (vedi la parte inferiore della fig. 10). Ben presto però il numero, la grossezza, la luminosità dei granuli tornano a diminuire e in 10—15 minuti la soluzione ha ripreso l' aspetto che aveva prima. Diluendo ancora una volta, i granuli ricompaiono luminosi, per scomparire di nuovo e cosi di seguito si può ripetere l' esperienza un gran numero di volte. È interessante notare che, se si diluisce la soluzione concentrata di papaiotina con una soluzione $\frac{N}{10}$ di Na Cl, il fenomeno non avviene. il cono conserva lo stesso aspetto, solo diventa meno luminoso proporzionatamente alla diluizione. Se la soluzione di cloruro di sodio é molto più debole, allora i granuli ricompaiano come se si usasse acqua distillata.

Anche MICHAELIS[1]) aveva notata l'importanza che ha la quantità e la qualità del liquido adoperato per diluire una soluzione colloidale, sull' aspetto ultra-microscopico dei suoi granuli. Il sciero di sangue, se diluito, mostra un numero minore di particelle, non però proporzionalmente alla diluizione che ha subito. Il numero delle particelle colloidali dello sciero di sangue varia secondo che la diluizione viene fatta con acqua distillata o con soluzione fisiologica; nel primo caso é sempre superiore.

Talora con certe boccie di papaiotina MERCK non si riesce ad avere una bella soluzione colloidale né diluita, né concentrata, perché i granuli rimangono riuniti in grossi ammassi, tali da essere quasi completamente trattenuti da un buon filtro di carta. Né macinando la papaiotina in un mortaio, né alcalinizzandola con carbonato sodico si riesce a scomporre gli ammassi. Quando la papaiotina si trova in queste condizioni il suo potere digestivo é molto diminuito. Quando la papaiotina ha i granuli colloidali ben isolati, essa ha una forte azione fermentativa specialmente sulla fibrina, meno sulla gelatina, molto meno sull' ovoalbumina.

Digestione della gelatina.

Se si aggiungono 4 o 5 goccie di una soluzione colloidale concentrata di papaiotina a 15—20 cc. di una soluzione di gelatina al 0,5 %, i granuli colloidali delle due soluzioni si confondono. I movimenti browniani sembrano più attivi, i granuli si urtano continuamente. Dopo un periodo di qualche secondo, i movimenti vibratori si fanno più lenti e le particelle colloidali incominciano a riunirsi fig. 7 tav. I. Sul principio sono piccoli gruppetti che si formano, di due o tre granuli, ma poi aumentano in grossezza riunendosi fra di loro. Il cono luminoso diventa meno evidente, e quando l' agglutinamento dei granuli é completo, esso scompare completamente. non si vedono più granuli colloidali liberi. Dopo un' ora circa non sono in soluzione che gruppi grossi e piccoli di granuli, in cui quest' ultimi conservano i loro contorni ben netti e sono diversamente colorati fig. 8 tav. I.

Progredendo la digestione, gli ammassi di granuli diminuiscono di numero, i granuli che li compongono hanno contorni meno netti e colori più pallidi fig. 9 tav. I. Non si vedono in soluzione dei granuli

---

[1]) L. MICHAELIS, Ultramikroskopische Untersuchungen. Virchow's Arch., 1905, Bd. 179, p. 195.

liberi. Se però si completa la digestione mettendo il liquido in termostato a 40° dopo alcuni giorni non vediamo più degli ammassi; ma dei granuli separati, grossi e splendenti, del tutto simili a quelli del fermento. La gelatina si é trasformata quasi completamente in gelatina-peptone, formando come prodotto intermedio la gelatose che col l'ultra-microscopio non abbiamo differenziato.

Digestione dell' ovo-albumina.

Se invece della gelatina mettiamo a digerire colla papaiotina. una soluzione di bianco d'ovo, noi osserviamo l' agglutinamento di una parte soltanto dei granuli colloidali e che non sono probabilmente di ovo-albumina, poi la digestione s'arresta; dopo dei giorni si vede ancora il cono luminoso come all' inizio, nella soluzione non vi sono nemmeno tracce di peptone. L'ovo-albumina che presenta in genere una grande resistenza ai fermenti proteolitici, alla temperatura ordinaria non si lascia digerire dalla papaiotina.

Se la digestione viene fatta al contrario in termostato, l'ovo-albumina viene pure digerita dalla papiostina e all' ultra-microscopio si vedono gli ammassi di granuli diminuire gradatamente e poi scomparire, rimanendo nel liquido solo pochi granuli separati. Questi granuli non possono essere altro che quelli del fermento, perchè il peptone, ultimo prodotto della digestione, non è un colloide: infatti del peptone purissimo ottenuto dalla fibrina colla digestione peptica e purificato col metodo di SIEGFRIED (α-fibrin-pepsin-peptone), fornitomi gentilmente dal Prof. HERLITZKA, esaminato all' ultra-microscopio in soluzione anche satura, si presenta otticamente buio cioè senza granuli amicroni e submicroni.

Modo di comportarsi del fermento nei processi fermentativi.

Come si comporta il fermento in tutte queste digestioni che abbiamo descritte?

Le reazioni accelerate dai catalizzatori organici, come i fermenti, non decorrono completamente; ma si arrestano ad uno stato di equilibrio, al quale prenderebbe parte, secondo molti autori. anche il fermento stesso. HENRI [1]) studiando le leggi che governano

[1]) HENRI, Lois générales de l'action des diastases. A. Hermann, Paris 1903.

le azioni diastasiche, conclude che queste leggi soggiacciano alle stesse leggi della chimica generale, purché si ammetta la formazione di combinazioni intermedie sia fra il fermento e il corpo da digerire, sia fra il fermento e i prodotti della digestione. Queste combinazioni apparterebbero all' ordine delle combinazioni intermedie incomplete che si formano rapidamente e si decompongono lentamente.

Incominciamo a vedere se nella digestione degli idrati di carbonio abbiamo verificato, coll' osservazione ultra-microscopica, il formarsi di queste combinazioni intermedie. Tanto colla tacadiastasi che colla saliva e il succo pancreatico, abbiamo veduto che durante tutto il processo fermentativo, persiste un cono leggermente luminoso e un certo numero di granuli colloidali rimane libero e indifferente, almeno in apparenza, alle reazioni che avvengono in seno al liquido. Questi granuli che si ritrovano nello stesso numero dopo un'ora dall'inizio della digestione, come dopo due giorni, sono, molto probabilmente, granuli di fermento; infatti finita la digestione, essi non danno le reazioni delle sostanze messe a digerire, e sono tanto più numerosi quanto maggiore é stata la quantità di fermento adoperata. Non tutto il fermento però, che aggiungiamo alla soluzione da digerire, rimane indifferente; nel campo dell' ultra-microscopio durante la digestione noi non vediamo che una parte soltanto di fermento, la sua concentrazione tenuto calcolo della diluizione che ha subito, dovrebbe essere maggiore. Ciò si vede bene esaminando contemporaneamente una soluzione acquosa del fermento di uguale concentrazione.

È difficile poter dire se i granuli del fermento che vanno perduti nel processo fermentativo, entrino a far parte degli agglutinamenti di amido, perché il fermento non si differenzia bene e perché non é escluso che i suoi granuli siano anche amicroni: però ho osservato che quando avviene la dissoluzione di questi agglutinamenti, il numero dei granuli liberi e l'intensità del cono luminoso non aumenta. Con la taca-diastasi, la saliva, il succo pancreatico, non essendo colloidi puri, non si possono seguire bene le vicende del fermento; serve meglio a questo scopo la papaiotina.

Nella digestione della gelatina colla papaiotina, abbiamo veduto che durante il processo fermentativo scompare ogni traccia di granuli colloidali; il campo del microscopio, eccettuati nei punti in cui vi sono gli agglutinamenti, é perfettamente buio. Dobbiamo da ciò concludere che tutto il fermento é entrato a far parte di combinazioni intermedie? Credo di no. Basta diluire la soluzione con

acqua distillata per vedere comparire fra i coaguli di gelatina dei granuli colloidali che hanno tutto l'aspetto dei granuli colloidali di papaiotina. Questi granuli sono poi tanto più numerosi quanto maggiore era la quantità di fermento adoperato. Lo stesso effetto si ha aggiungendo al liquido un po' di gelatina in soluzione, in questo caso il numero dei granuli e la luminosità del cono diventano superiori a quello che comporterebbe la soluzione di gelatina pura; dopo alcuni secondi ricomincia l'agglutinamento della nuova gelatina, si formano nuovi gruppi di granuli e tutte le particelle colloidali isolate scompaiono. Il fermento quindi persiste e conserva la sua attività: esso può sfuggire all'osservazione ultra-microscopica o perchè i suoi granuli sono divenuti tanto piccoli che non arrivano al grado della nostra minima percezione, oppure perché i suoi granuli si sono pure riuniti in gruppo e si confondono cogli altri gruppi di granuli di gelatina. Se esaminiamo bene gli aggruppamenti di granuli in un periodo avanzato della digestione fig. 9 tav. I vediamo che alcuni sono più grossi e formati di granuli molto confusi, pallidi; altri più piccoli costituiti di granuli ben netti e colorati: quest' ultimi possono probabilmente essere granuli di fermento. Quando mettendo la soluzione in termostato, si completa il processo fermentativo, alla fine non troviamo più alcun coagulo, ma dei granuli di fermento liberi: avvenuta quindi la digestione il fermento ritorna allo stato colloidale con submicroni.

Come abbiamo osservato anche cogli altri fermenti, alla fine della digestione la papaiotina presenta un numero di granuli minore di quello che aveva all' inizio, ciò che fa credere: che una parte del fermento vada distrutto.

Concludendo possiamo ritenere che il fermento entri realmente in rapporto intimo coi granuli delle sostanze sottoposte alla digestione; ma che tali rapporti non si differenziano coll' ultra-microscopio.

Considerazioni sull' agglutinamento prodotto dai fermenti.

Nella descrizione dei diversi processi fermentativi che abbiamo fatto secondo l' osservazione ultra-microscopica, il primo e più importante fenomeno che ci colpisce, é l' agglutinamento delle sostanze colloidali messe a digerire. Dobbiamo ora cercare di meglio precisare il fenomeno e vedere se esso soggiace alle stesse

regole della precipitazione dei colloidi cogli elettroliti, e cogli altri colloidi.

Abbiamo detto che una soluzione pura di salda d'amido, col tempo subisce la saccarificazione spontanea, avviene in essa anche una spontanea agglutinazione dei granuli colloidali?

Se esaminiamo di tanto in tanto una soluzione molto diluita di salda d'amido, vediamo che in essa si vanno formando dei piccoli coaguli costituiti di soli pochi granuli colloidali; ma non sono mai molto numerosi e non si arriva ad un agglutinamento completo. Probabilmente mano a mano che si formano i coaguli, essi si trasformano in destrina e maltosio sciogliendosi. Quando alla soluzione di amido si aggiunge il fermento, questa lenta agglutinazione diventa rapida, quasi tumultuosa se il fermento é in grande concentrazione. Se il fermento é molto diluito l'agglutinamento dei granuli non incomincia contemporaneamente in tutta la massa della soluzione da digerire; ma in certi punti soltanto, ciò che starebbe ad indicare un'azione locale del granulo colloidale di fermento. Di questa azione, noi all'ultra-microscopio possiamo solo osservare gli effetti, non ne possiamo rilevare le modalità. Quando si osserva l'agglutinazione delle soluzioni messe a digerire, sorge il dubbio, se questa dipenda dai sali contenuti nel fermento, oppure dal fermento stesso. Noi sappiamo infatti che in tutti i fermenti si trovano sempre sali e che, in generale, il fermento altro non rappresenta se non una parte minima della massa totale. E' probabile però che l'agente agglutinante sia il fermento stesso e non i sali che contiene, perché i fermenti riscaldati fra $+ 70^{\circ}$ e $+ 100^{\circ}$ perdono la proprietà di agglutinare e di digerire. Il riscaldamento non può avere grande azione sugli elettroliti del fermento, esso agisce specialmente sui suoi granuli colloidali, provocandone la denaturazione, che in molto casi almeno si può osservare all'ultra-microscopio come un agglutinamento. Dopo il riscaldamento, i granuli colloidali del fermento, nel nostro caso si trattava di papaiotina, sono riuniti in gruppi e si osserva che quanto maggiore é stato il riscaldamento, altrettanto più completa é l'agglutinazione dei granuli. Se gli ammassi del fermento, dopo che é stato riscaldato, sono piccoli e in essi i granuli conservano ancora dei movimenti vibratori, l'azione agglutinante e digestiva del fermento é solo ritardata; noi abbiamo veduto ciò nella papaiotina in parte agglutinata anche senza il riscaldamento. Se gli ammassi sono molto grossi e tali da essere trattenuti colla filtrazione e in essi i granuli hanno perduto ogni individualità, l'azione agglutinante e digestiva del fermento é nulla. L'aggluti-

namento dei granuli colloidali del fermento riscaldato, può forse spiegarci anche il risultato delle ricerche di A. MAYER[1]) sul succo gastrico. Egli ha osservato che il succo gastrico, dializzato per parecchi giorni in sacchi di collodium, precipita le soluzioni di ovoalbumina e che quest' azione precipitante scompare se il succo gastrico viene riscaldato. Il succo gastrico riscaldato a bagno maria per 20 minuti a 60°, 63°, 65° gradi, é chiaro e precipita l' ovoalbumina; il succo riscaldato per venti minuti a 70° gradi é torbido e se si filtra, il filtrato non precipita più l' ovoalbumina: il succo riscaldato a 68 gradi é quasi chiaro e non precipita più l' ovoalbumina.

Secondo le ricerche di TAMMANN e di DUCLAUX[2]) il calore agisce in due modi sull' attività degli enzimi, da un lato aumenta la velocità della pura reazione enzimativa come di qualsiasi reazione chimica. dall' altro lato aumenta la velocità di un' altra reazione accessoria in conseguenza della quale il fermento viene alterato, scomposto; é probabile che questa reazione accessoria conduca appunto all' agglutinamento dei granuli colloidali del fermento.

Un' altra prova che la precipitazione della sostanza da digerire non dipende dai sali che il fermento contiene, é la specificità delle azioni enzimatiche; specificità che, se anche non é assoluta, fa si che un dato fermento acceleri solo un dato gruppo di reazioni affini e non altre. La papaiotina agglutina la gelatina, ma non agglutina la salda d' amido.

Stabilito che l' azione precipitante é propria del fermento noi ci troviamo davanti il caso di una precipitazione fra due soluzioni colloidali. Noi sappiamo che esistono dei colloidi positivi e dei colloidi negativi; quando si mescolano colloidi del medesimo segno elettrico, non si ha mai precipitazione; anzi nel caso in cui dei due colloidi, l' uno é instabile (la maggior parte dei colloidi inorganici) l' altro é stabile (la maggiore parte dei colloidi organici) succede la stabilizzazione del primo colloide, cioé si constata che per ottenere la precipitazione della nuova soluzione colloidale, occorre una quantità molto più forte di elettroliti che prima della miscela. Quando invece si riuniscono colloidi di segno contrario, se la loro concentrazione é rilevante, si osserva sempre una precipitazione; se erano

---

[1]) A. MAYER, Action du suc gastrique artificiel sur l'ovoalbumine Precipitation, redissolution en présence des electrolytes. Comp. Rend. Societ. de Biolog. T. LX, 1906, pag. 542.

[2]) TAMMANN, DUCLAUX, Citati da Bottazzi nei Principii di fisiologia. Milano 1906, Vol. I, pag. 165.

molto diluiti si osserva soltanto una diminuzione della stabilità, che probabilmente é indice di una parziale riunione di granuli colloidali.

Nel nostro caso abbiamo colloidi di segno uguale o contrario? I colloidi che abbiamo adoperati come fermento, la taca-diastasi, la saliva, il succo pancreatico, la papaiotina, sono tutti colloidi negativi, perché non danno alcun precipitato col solfuro d' arsenico colloidale, mentre lo danno tutti coll' idrato ferrico colloidale. M. Henri Iscovesco[1]) ha potuto vedere che il succo pancreatico dializzato per 96 ore attraverso un sacco di collodium, si comportava ancora come un colloide elettro-negativo, il che esclude l' eventuale influenza degli elettroliti sulla negatività del succo stesso. Pur negative sono le sostanze colloidali che abbiamo messe a digerire, la soluzione di salda d' amido, di gelatina, di ovoalbumina.

Non tutti i fermenti organici sarebbero però negativi, secondo M. Henri Iscovesco,[2]) il succo gastrico di cane dializzato non precipita mai l' idrato ferrico colloidale; mentre precipita il solfuro d' arsenico, non vi sarebbero quindi nel succo gastrico di cane nemmeno tracce di colloidi negativi, la pepsina per conseguenza sarebbe un colloide positivo. Ciò é importante perché il succo gastrico farebbe eccezione alla regola generale, che i liquidi organici sono composti di colloidi negativi; ma bisogna pensare che il succo gastrico, se si eccettua l' orina, é l' unico liquido a reazione acida del nostro organismo. Secondo Henri Iscovesco però la carica positiva persisterebbe anche dopo l' allontanamento dell' acido. Ma poiché anche il succo gastrico provoca la precipitazione delle sostanze messe a digerire, vuol dire che la precipitazione prodotta dai fermenti é indipendente dalla carica elettrica del fermento.

Non bisogna pertanto dimenticare che se anche i sali contenuti nel fermento non sono gli agenti precipitanti, certo essi hanno una grande influenza nei processi digestivi; senza parlare in particolare dei sali di calcio, di cui già se ne conosce la grande azione, dirò soltanto delle nuove ricerche di Bierry Giaja et Victor Henri.[3]) Questi hanno veduto che il succo pancreatico di cane dializzato a lungo in acqua distillata, entro sacchi di collodium, diviene quasi completamente inattivo rispetto all' amido. L' aggiunta di cloruro

[1]) M. Henri Iscovesco, Étude sur les constituants colloïdes du suc pancreatique. Compt. Rend. de la Soc. de Biol., Tom. LX, 1906, p. 539.

[2]) Henri Iscovesco, Étude sur les constituants colloïdes du suc gastrique. Comp. Rend. de la Soc. de Biol. LX, 1906, pag. 479.

[3]) Mm. Bierry, Giaja et V. Henri, Inactivité amylolitique du suc pancréatique dialisé. Comp. Rend. Soc. de Biolog. LX, 1906, p. 479.

di sodio, d' un acido, o di acqua di mare, rende attiva l' amilasi del succo pancreatico.

Nessuna delle teorie emesse fino ad oggi per spiegare la precipitazione delle soluzioni colloidali sia cogli elettroliti sia con altre soluzioni colloidali può spiegare l' azione agglutinante degli enzimi.

Le prime teorie partano dal concetto che le soluzioni colloidali non sieno altro che sospensioni molto fini, e fanno dipendere da questa loro struttura ogni loro proprietà.

PICTON e LINDER [1]) e alcuni altri ammettono un „attrazione" molto debole fra il granulo colloidale e l' acqua, attrazione che sarebbe vinta da quella più forte fra le molecole saline e l' acqua, da ciò risulterebbe la precipitazione delle particelle colloidali. Questa teoria, come osserva I. DUCLAUX, é troppo vaga, essa non spiega perché le particelle, separate dall' acqua aderente, debbano precipitare e perché le molecole saline operino questa separazione in luogo di andarsii a fissare nello strato d' acqua che riveste i granuli colloidali. Questa teoria si basa su un principio errato, che l' attrazione sia debole, mentre GRAHAM [2]) ha veduto che certi colloidi essicati possono levare l' acqua persino dall' alcool forte.

SPRING [3]) crede che l' elettrolite nel diffondersi nella soluzione cacci innanzi a se le particelle in sospensione, che si riunirebbero in fiocchi. Ipotesi molto simili a quella di BARUS,[4]) BODLÄNDER [5]) e QUINCKE [6]) secondo i quali il sale provocherebbe nel liquido torbido dei movimenti vorticosi che spingerebbero le particelle le une contro le altre. Quando si osserva all' ultra-microscopio l' azione di una soluzione salina o di un fermento su un liquido colloidale, si vedono le particelle assumere dei movimenti browniani più intensi e quasi precipitarsi le une sulle altre per formare degli ammassi in cui esse divengono immobili o quasi immobili. Questa ipotesi di SPRING, che é quella che più concorda coll' osservazione diretta del fenomeno della precipitazione, deve necessariamente supporre una modificazione della superficie delle particelle sospese, giacché anche normalmente si vedono i granuli colloidali urtarsi e respingersi, non a riunirsi.

Dopo che gli autori hanno osservato che i migliori e più attivi

---

[1]) PICTON et LINDER, Journ. Soc. Chem., 1892.
[2]) GRAHM, Phil. Trans 1861.
[3]) SPRING, Rec. Trav. Chim. Pays-Bas, 19, 204, 1900.
[4]) BARUS, Bull. of the U. S. Geol. Survey, Nr. 36, 1886.
[5]) BODLÄNDER, Neues Jahrb. f. Mineralogie, II, 147, 1893.
[6]) QUINCKE, Drude's Ann., 7, 57, 1902.

precipitanti sono gli elettroliti e che questo potere aumenta colla valenza dell' ione attivo, cioé dei cationi se il colloide é negativo, degli anioni se il colloide é positivo, e dopo che si é veduto che la precipitazione di un colloide con un altro colloide avviene soltanto se essi sono di segno contrario, si é creduto che alle cariche elettriche spetti la parte principale nel fenomeno precipitazione. Tutte le nuove teorie considerano quindi il modo di comportarsi dei colloidi, rispetto alla carica elettrica. Hardy ammette che il sale precipitante neutralizzi la differenza di potenziale che esiste fra particelle e liquido intergranulare e si stabilisca uno stato di isoelettricità, incompatibile colla stabilità del sistema.

Bredig[1]) ha completato la teoria di Hardy[2]) ed ha spiegato come quasto stato di neutralità elettrica conduce alla precipitazione. Egli considera le soluzioni colloidali come sistemi eterogenei difasici (fase granulo + fase liquido). Pel „fenomeno di Lippmann“ la tensione superficiale che si stabilisce fra le due fasi messe a contatto dipenderà dalla differenza di potenziale e precisamente quanto minore sarà questo, tanto maggiore sarà quello. Ora l' agente precipitante, facendo diminuire la differenza di potenziale aumenterà la tensione superficiale che avrà come effetto una diminuzione della superficie di contatto fra le due fasi. L' agglutinamento dei granuli colloidali non importerebbe perciò altro che una diminuzione della superficie di contatto.

Come si vede nessuna delle teorie qui esposte può spiegarci l' agglutinamento operato dai fermenti, nemmeno la teorie di Hardy e Bredig, che spiega più perfettamente la precipitazione dei colloidi ed é quella più in accordo coi fatti sperimentali intorno alla precipitazione dei colloidi cogli elettroliti, e coi colloidi di segno elettrico contrario, non può esplicarci l' agglutinazione di un colloide con un altro di ugual segno come succede nella digestione.

Se il fenomeno dell' agglutinamento non può spiegarsi con le leggi che governano la precipitazione dei colloidi per mezzo di altri colloidi o di elettroliti, cioé invocando la neutralizzazione della carica elettrica, noi dovremo concludere che l' agglutinamento che il fermento provoca nelle sostanze messe a di-

---

[1]) G. Bredig, Anorganische Fermente, Habilitationsschrift, Leipzig, W. Engelmann, 1901.

[2]) W. B. Hardy, On the mechanism of gelation in reversible colloidol sistems, Proced. of the Roy. Soc., vol. LXVI, 1900, pag. 95. — A preliminary investigation of the conditions which determine the stability of irreversible hydrosols, ibidem pag. 110.

gerire é un processo diverso dalle solite precipitazioni. Ciò é tanto più probabile in quanto queste non sono che una trasformazione del sol in gel e non importano una modificazione più profonda del colloide, mentre l' agglutinamento non é che l' inizio di una disgregazione della molecola.

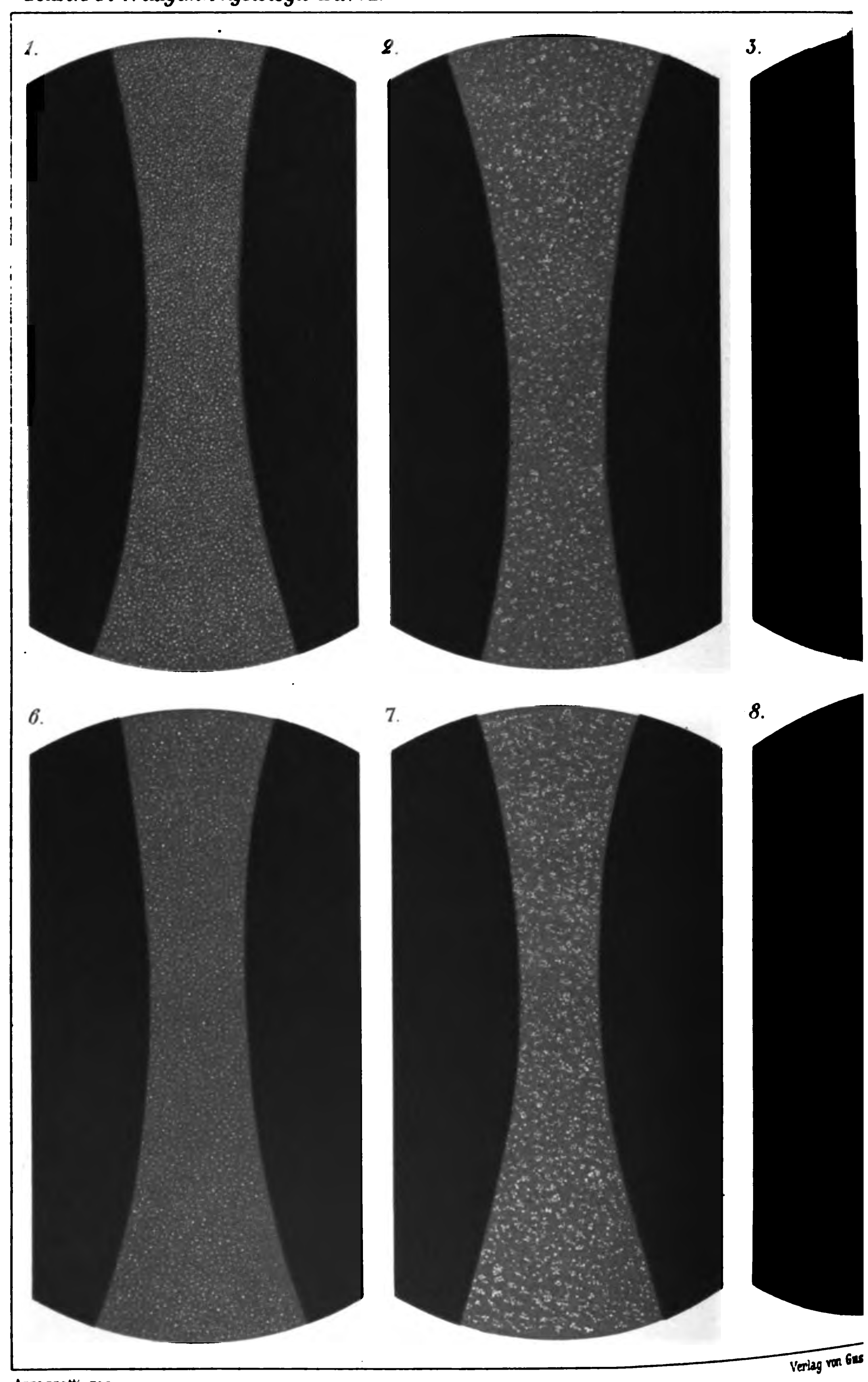
La dimostrazione di tale agglutinamento e della susseguente scomparsa dei granuli colloidali permette di interpretare l' azione dei fermenti nei processi digestivi. Difatti essi determinano in alcuni punti della soluzione colloidale, per un meccanismo che cercheremo più sotto di interpretare, un maggior afflusso di granuli. che si agglutinano e con ciò una maggior concentrazione in alcuni punti della sostanza da digerire. Tali digestioni sono generalmente reazioni tra la sostanza da digerire e l' acqua, secondo lo schema (per l' amido)

$$(C_6H_{10}O_5)\,n + n\,H_2O = n\,C_6H_{12}O_6.$$

Venendo più concentrata in alcuni punti la sostanza da digerire la reazione deve farsi più veloce per la legge dell' azione di massa Il meccanesimo dell' azione accelerante del fermento nei processi fermentativi si spiega quindi con l' aumentata concentrazione della sostanza messa a digerire che esso provoca in alcuni punti della soluzione.

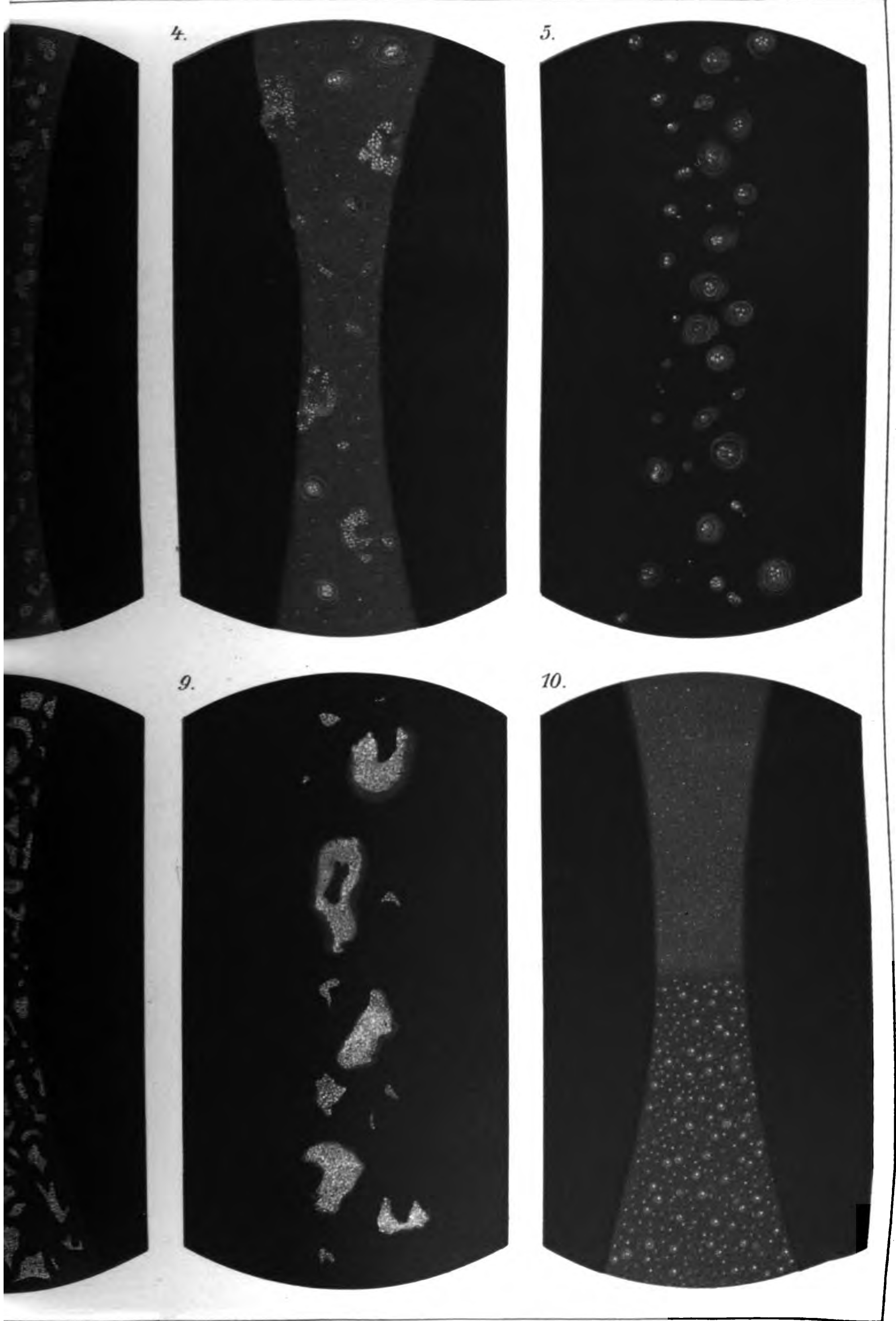
Per spiegare poi l' agglutinamento si può avanzare l' ipotesi che essa sia dovuta ad un' adsorzione o absorzione del colloide da digerire per parte del fermento. Queste riunioni costituirebbero le così dette „combinazioni“ intermedie del fermento.

Come si vede questa dottrina collima perfettamente con la teoria di FARADAY della condensazione, la quale ammette che i gas in vicinanza del metallo catalizzatore sieno più concentrati che altrove. —



Aggazzotti gez.

Verlag von Gus



ischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Spiegazione delle figure.

1. Soluzione colloidale di salda d' amido di frumento prima dell' aggiunta del fermento.
2. La stessa soluzione di salda d' amido un minuto dopo l' aggiunte del fermeeto. (Taca diastasi) I granuli di amido incomtnciano ad agglutinarsi formando piccoli gruppetti. Non si distinguono i granuli di fermento.
3. La stessa soluzione di salda d' amido dopo un' ora di digestione. L' agglutinamentd é quasi completo, rimangono in soluzione solo i pochi granuli del fermento.
4. La stessa soluzione dopo 24 ore; i granuli di amido sono agglutinati in pochi e grossi gruppi nei quali si differenziano alcuni granuli più grossi e più luminosi. Alcuni piccoli gruppetti di granuli grossi, molto luminosi e colorati sono di destrina. I granuli liberi sono quelli del fermento.
5. Destriea pura di Merck in sospensione nell' aqua. I granuli sono grossi con riflessi colorati, la maggior parte riuniti a gruppi di due o tre.
6. Soluzione acquosa di gelatina.
7. La stessa soluzione un mieuto dopo l' aggiunta del fermento (Papaiotina); i granuli formano piccoli gruppetti.
8. La stessa soluzione dopo 24 ore di digestione, non si vedono più granuli liberi solo gruppi di granuli.
9. La stessa soluzione dopo 24 di digestione, vi sono solo alcuni grossi ammassi di granuli pallidi e a contorni poco netti. Il cono luminoso è scomparso completamente.
10. La metà superiore della figura rappresenta una soluzione acquosa all' 8% di Papaiotina. Il cono luminoso è di colore grigio verdastro ben evidente, i granuli sono in massima parte amicroni.

    La metà inferiore ci mostra la stessa soluzione diluita con un poco di acqua distillata; i granuli del fermento sono divenuti più grossi e pi 6 luminosi.

(Ultra-microscopio Siedentopf e Zsigmondy. Obiet. D lungh. del tubo 160 mm. oc. 4. Zeiss.)

Über reflexarme Tiere.

Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des zentralen Nervensystems, vornehmlich auf Grund von Versuchen an **Ciona intestinalis** und **Oktopoden.**

Von **Hermann Jordan,**
Priv.-Doz. f. Zoologie an der Univ. Zürich.

Aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur.

(Der Redaktion zugegangen am 5. November 1906.)

Inhalt.

Einleitung.

Über die Begriffe „reflexarme" und „reflexreiche" Tiere, sowie über höhere und niedere Entwicklungsstufe von Tieren.

Soweit unsere Kenntnisse eine derartige fundamentale Einteilung erlauben, können wir die Tiere einteilen in „reflexarme" und „reflexreiche". Letztere besitzen ein, in jeder Beziehung reichgegliedertes Nervensystem. Viele und vielerlei Rezeptoren übertragen je nach Ort und Art verschiedene Reize auf den großen Rangierbahnhof, Zentralnervensystem, genannt.

Hier wird die durch jenen Reiz bedingte Erregung, je nach lokaler oder quantitativer Beschaffenheit, auf eine zentrifugale Bahn geleitet. Auf Grund einer ganz bestimmten Anordnung aller dieser Wege, sowie der Effektoren, erfolgt jeweilig eine Bewegung, die eben gerade erfolgen soll. Dadurch erhalten wir das verwirrend komplizierte Bild der stereotypen „Handlungen" bei den Wirbeltieren, von den nicht stereotypen gar nicht zu reden.

Diese Vorgänge sind bezüglich Bahn und Zentrum streng lokalisiert, jede Unterbrechung der Bahn, jede Verletzung des Zentrums bedingt sistieren der Bewegung usw. Es ist überflüssig diese vollauf bekannten Tatsachen darzustellen. Jeder dieser Reflexe ist anatomisch wie physiologisch einem echten Organe recht wohl vergleichbar, deren z. B. jedes Wirbeltier eine beträchtliche Anzahl besitzt.

Ganz anders die „reflexarmen". Gewiß besitzen auch sie derartige typische Reflexe, Organe mit individuell bestimmten Bahnen, Zentrum und Empfangs- wie Erfolgsapparaten. Allein, es sind solcher Einrichtungen nicht viele; und was noch wichtiger ist: es spielen typische d. i. individuelle Reflexe, im Verhältnis zu einer anderen Gruppe von Bewegungen, keine große Rolle.

Beispielsweise: Eine Helix kriecht, plötzlich fällt ein Schatten auf sie; sie „fährt zurück". Der Reflex ist meines Wissens nicht näher untersucht, es dürfte aber ohne weiteres klar sein, um was es sich handelt. Rezeptoren sind die Augen, der Weg, außer den in Betracht kommenden Nerven, Bahnen und Konnektiven, „Cerebral-" und „Pedalganglion". Der sich kontrahierende Hautmuskelschlauch aber ist das Erfolgsorgan.

Hierhin mag auch der Aufrichtemechanismus und einiges Ähn-

liche gehören. Es erscheint mir jedoch zweifelhaft, als sei man berechtigt auf diesem Wege große Aufschlüsse über den Gesamtlebensvorgang des Tieres zu erwarten. Eine andere Einrichtung tritt an Stelle des individuellen Reflexes.

Auch die zu besprechenden Erscheinungen nennt man Reflexe, da sie deren allgemeinen Gesetzen gehorchen: Erzeugung von Erregung im Empfangsorgane, Leitung durch Nerven und zentrales Nervengewebe (Ganglien oder Nervennetze) Übertragung der Erregung auf die Erfolgsorgane.[1]) Allein, wo auch immer die Erregung entstehen, wo sie geleitet, wo sie in dynamische Wirkung umgesetzt werden mag, ist gleichgültig. Stets läuft der Reflex in gleicher Weise ab, nur eben an einer anderen Stelle, der mehr oder weniger undifferenzierten Oberfläche des Tieres.

Den Reflexen, wie den sie leistenden anatomischen Gebilden fehlt Individualität, es kommt ihnen Generalität, oder wie BETHE sagt „Ubiquität" zu. Das sind aber Eigenschaften, welche sie in offenkundigen Gegensatz stellen zu den individuellen Reflexen der reflexreichen Tiere.

Gehen wir etwas näher auf diese Erscheinungskategorie ein: Jeder Teil des Fußes einer Limax, auch wenn er ausgeschnitten ist, vermag die bekannte lokomotorische Wellenbewegung auszuführen. Aber mehr noch: Auch über jene feinen Wülstchen oder Kannelierungen des Rückens einer Helix laufen gelegentlich kleine peristaltische Wellen, die an dieser Stelle für das Tier keinerlei ökonomische Bedeutung haben. Daß wir es da mit einem Reflex allgemeiner Definition zu tun haben, ist nicht zweifelhaft. Aber jeder Teil des Hautmuskelschlauches vermag ihn auszuführen, während er doch nur in einem kleinen Teile dieses Organes, nämlich dem Fuße, Verwendung findet.

Von einem individuellen Reflexorganismus, wie ihn etwa unser Gehen zur Voraussetzung hat, ist hier keine Rede. Er wäre auf die Gehwerkzeuge beschränkt, setzte sicherlich die Integrität des gesamten in Frage kommenden Apparates voraus, so gut wie differenziertere Gehwerkzeuge.

Das also ist einer jener generellen Reflexe, denen das „reflexarme" Tier fast alle Mannigfaltigkeiten seiner Leistungen verdankt.

[1]) Für unsere Betrachtungen brauchen wir sog. automatische Bewegungen, d. h. Bewegungen mit interner oder unbekannter Rezeption zu obigem in keinen Gegensatz zu stellen. Für uns ist es vorab gleich, wo und wie die Erregung entsteht.



Es gibt bekanntlich drei Gruppen von Erscheinungen dieser Art, soweit sie sich bei den in Frage stehenden Tieren feststellen lassen:

1. Der einfache Reflex als Antwort auf konkrete Reizung des Tieres.

2. Die Rhythmen.

3. Der Muskeltonus, den wir, wenn auch nicht ganz ohne Hypothese, in letzter Linie auf eine Art reflektorischer Muskelerregung zurückführen können.

Wie schon kurz angedeutet, weist vornehmlich die „Ubiquität" dieser Leistungen darauf hin, daß die Tiere ein anatomisch undifferenziertes Nervensystem besitzen, nämlich Nervennetze, mit deren Bau und Funktionen vor allem BETHE [1]) uns bekannt gemacht hat.

Es schalten sich also undifferenzierte, aus Ganglienzellen und leitenden Elementen bestehende Gebilde zwischen Empfangs- und Erfolgsorganen ein, und übertragen die Erregung ohne jede Individualisierung des hier benutzten Weges. Erfolgt auf den Reiz in einem Punkte, nur Reaktion der umliegenden Muskelgruppen, so liegt das daran, daß die Erregung durch das Geleitetwerden in den Netzen ein derartiges Dekrement erfährt, daß sie fernere Muskelgruppen nicht mehr zur Kontraktion zu bringen vermag. Das hat vornehmlich BETHE (l. c.) an verschiedenen Objekten gezeigt.

Obwohl nun viele der hierhergehörigen Tiere neben dem undifferenzierten ein differenziertes Nervensystem besitzen (Ganglien), so ist es doch eine Tatsache, daß der Hautmuskelschlauch mit Netz, das was ich System I. Ordnung genannt habe, die drei Funktionskategorien auszuführen vermag. [2]) Ich habe das speziell für die Schnecken verschiedentlich dargetan, und gezeigt, daß die Ganglien ihrerseits berufen sind, diese Leistungen quantitativ zu regulieren.

Über niedere und höhere Tiere. — Ich bin heute in der Lage obige Gesichtspunkte noch etwas zu erweitern. Wir können uns zwei phylogenetische Stadien denken, das eine ist charakterisiert durch ausschließlichen Besitz eines Nervennetzes, das andere durch Besitz von Ganglien neben den Netzen: dort unregulierte, hier durchaus regulierte Leistungen. Halten wir uns an das erste dieser beiden Stadien. Die Leistungen sind Reaktionen auf Reize, sie sind quantitativ abhängig, abgesehen von der Reizintensität, von äußeren Bedingungen, wie z. B. Temperatur und von inneren

[1]) BETHE, ALBRECHT, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, Georg Thieme, 1903.

[2]) Daß gewissen Ausnahmen von dieser Regel keine prinzipielle Bedeutung zukommt, habe ich anderen Ortes dargetan.

Bedingungen. Ein solch unreguliertes Tier muß also je nach der Variation aller dieser Bedingungen verschiedenartig reagieren. Einmal (z. B. in der Kälte) fast gar nicht: das Tier fällt seinen Feinden zur Beute. Ein andermal (z. B. in der Wärme) erfolgt übermäßige Bewegung, ohne irgendwelchen Nutzen zu bringen. Es wäre leicht dies weiter auszuführen. Ganz anders das regulierte Tier, wie auch die äußeren Bedingungen (innerhalb gewisser Grenzen) sein mögen, es reagiert stets in nutzbringender Weise.

Damit kommen wir auf ein offenbar allgemeines Gesetz: Was die (inneren und) äußeren Bedingungen anbetrifft, so ist eine unendliche Zahl von „Fällen“ möglich. („Fälle“ ist im Sinne der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu verstehen.) Allein in einem bestimmten (geographischen) Gebiete herrschen eine Anzahl dieser Fälle vor. Es genügt einer Art, um erhalten bleiben zu können, an diese vorherrschenden Fälle angepaßt zu sein. D. h.: Ist ein hinreichend hoher Prozentsatz günstiger Fälle gegeben, so wird die mathematische Wahrscheinlichkeit für das Einzelwesen, am Leben zu bleiben so groß, daß die Existenz der Art gesichert erscheint. Tritt doch ein ungünstiger Fall ein, so mag das natürlich vielen Individuen das Leben kosten; aber für die ganze Art tritt er zu selten ein, um sie zu gefährden.

Ein Beispiel: Ein festgewachsenes Tier hat einen Stoffwechsel, der dem Nahrungsquantum mehr oder weniger genau entspricht, welches sich durchschnittlich in dem Raummaße Wasser befindet, welches das Tier in der Zeiteinheit durch seinen Organismus zu treiben vermag. Wird aus irgend einem Grunde der Wert dieses Nahrungsquantums dauernd zu klein, so geht das Tier zugrunde, ohne die Fähigkeit zu besitzen, sich etwa durch Jagd mehr zu verschaffen, d. h. sich mehr der vorhandenen „möglichen Fälle“, also auch solche, denen es nicht angepaßt ist, durch Regulation zu „günstigen Fällen“ zu gestalten.

Diese Fähigkeit des Individuums, die mathematische Wahrscheinlichkeit des Erhaltenbleibens, durch die Leistung seiner Organe zu einer höheren zu gestalten, als Mitglieder einer anderen Art dies können, scheint mir recht eigentlich das physiologische Merkmal dafür zu sein, daß jene Art, verglichen mit dieser, die höher entwickelte sei!

Meistens verdanken die Tiere jene höhere Leistungsfähigkeit der morpho-physiologischen Differenzierung (Arbeitsteilung), und doch wäre es falsch, wollten wir Arbeitsteilung als das alleinige Charakteristikum der Entwicklungshöhe bezeichnen, wie dies von

morphologischer Seite schon geschehen ist. Ich erinnere an L. Fredericq's und Bottazzi's Untersuchungen über das Verhalten der Tiere dem osmotischen Drucke des Mediums gegenüber. Fredericq teilt danach die Tiere in drei Stadien, und zwar ganz richtig, je nach ihrer Abhängigkeit vom Medium. Die niedrigsten stehen durchaus in osmotischer Wechselwirkung mit dem Medium; sie müssen den gleichen inneren Druck, bedingt durch den gleichen Salzgehalt, haben (Halisotonisches Stadium — Dekhuyzen, Poikilotonie — Höber). Die höchsten sind in jeder Beziehung osmotisch und chemisch unabhängig vom Medium (Ideotonisches Stadium — Dekhuyzen). Die Repräsentanten des ersten Stadiums gehen schon bei relativ geringen Schwankungen des osmotischen Druckes im Medium zugrunde, d. h. sie sind nur an eine geringe Breite des Druckes angepaßt,[1]) anderen Drucken gegenüber aber machtlos. Dahingegen vermögen die Repräsentanten der obersten Stufe (e. g. Knochenfische) gleichgut in Süß- und in Seewasser zu leben.

Wir wollen das Gesagte auf die nervöse Funktion der „reflexarmen“ zu übertragen versuchen. Hier verfügen wir mit Wahrscheinlichkeit heute schon über zwei Stadien. Das niedrigste haben wir schon charakterisiert. Morphologisch nicht über das System I. Ordnung hinausgehend, vermag solch ein Tier zwar alles zu leisten, doch ist die Quantität dieser Leistungen durchaus abhängig von den äußeren Bedingungen. Ein gutes Beispiel für den funktionellen Teil der Definition wären die Protozoen, deren lokomotorische Geschwindigkeit der Temperatur bis zu einer gewissen Grenze proportional ist. (Vgl. Verworn, Allgemeine Physiologie, Aufl. 4, p. 418—419.)

Nach den Untersuchungen von Romanes (Philos. Transact. Vol. 166/167, nach Bethe zitiert) und Bethe (l. c. S. 106) ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Medusen zu diesem Stadium gehören. Leider sind sie von diesem Gesichtspunkte aus nicht untersucht, doch weist der bekannte Spiralversuch von Romanes darauf hin, daß der Nervenring eine regulierende Funktion nicht hat; denn diejenigen Teile des Schirmes, die durch die Einschnitte des Experimentators ihres unmittelbaren Konnexes mit dem „Zentrum“ beraubt sind, verhalten sich wie solche, bei denen diese Verbindung noch vorhanden ist. Andererseits weiß jeder, der Medusen längere Zeit beobachtet hat, daß „spontane“ (regulatorische) Ände-

[1]) Nach P. Enriques (1902, Ricerche osmotiche sugli Infusorî, Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 11 sem. 1, p. 340—347) sterben Vorticellen (des süßen Wassers) schon in einer NaCl-Lösung von 1‰ ab.

rungen in der Lokomotion nicht nachweisbar sind. Freilich sind das keine stringenten Beweise, es fehlen vor allem systematische Versuche mit Temperaturen. Auch die Seeigelstacheln[1]) sind nur innerhalb gewisser Grenzen unabhängig von jeder Regulation. Treten sehr abnormale Verhältnisse ein, so vermag der Nervenring eine gewisse Regulierung auszuüben.

Kurz, ob es freilebende Systeme I. Ordnung gibt, die im dargetanen Umfange Automaten sind, ein Spielball für alle äußeren Bedingungen, ist noch nicht erwiesen, wenn es auch sehr wahrscheinlich ist. Ich bin heute in der Lage, wenigstens bezüglich einer Funktionskategorie und bei einem festsitzenden Tiere, ein Beispiel für das dargetane Verhalten zu geben.

Dem skizzierten niederen Stadium gegenüber ist also ein solches denkbar, bei dem alle Funktionsgattungen durch ein zentrales Nervensystem reguliert sind. Morphologisch stellte das Tier ein System I. Ordnung plus Ganglien dar, und gehörte wohl zum höchsten Stadium dieser Entwicklungsreihe, deren Charakteristikum Beibehaltung des Systems I. Ordnung, der Reflexarmut, ist. Daß ein solches Stadium existiert, habe ich an den Gastropoden gezeigt.[2]) Ihr Hautmuskelschlauch ohne Ganglien ist ein typisches System I. Ordnung. Daß dieser (ohne Ganglien) bei den Schnecken schon unter normalen äußeren Bedingungen alle Funktionen in übertriebenem Maße leistet, hat mit der vorliegenden Frage nur mittelbar zu tun: Das System selbst muß den äußeren Bedingungen gegenüber eine andere Einstellung zeigen, als ein Tier, das sich in der Norm nicht über den Wert solch eines Hautmuskelschlauches erhebt, ist ersteres doch an das Vorhandensein eines Regulators angepaßt, der meist durch Hemmung seine Aufgabe löst. Erst wenn wir das intakte Tier irgend welchen abnormen Bedingungen aussetzen, offenbart es uns seine wirkliche Überlegenheit gegenüber Systemen I. Ordnung, wie wir das ja als Merkmal höherer Entwicklung feststellten. Innerhalb gewisser Grenzen ver-

---

[1]) v. Uexküll, J., 1900, Die Physiologie des Seeigelstachels, Zeitschr. Biol., Bd. 39, S. 73—112.

[2]) Jordan, Hermann (I), 1901, Die Physiologie der Lokomotion bei Aplysia limacina. Zeitschr. Biol., Bd. 41, S. 196—238. — (II), 1905, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten 1, Tonus usw. Arch. ges. Physiol. Bd. 106, S. 189—228. — (III), 1905, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten 2, Erregbarkeit usw. ibid. Bd. 110, S. 533—597. — (IV), 1906, Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken, Biol. Zentralbl., Bd. 26, S. 124—158.

mag es nämlich trotz jener Eingriffe die Reaktionen normal oder doch „ökonomisch“ zu erhalten. Die Schnecke leistet auch unter außergewöhnlichen Bedingungen das für ihr Leben Notwendige. Das habe ich zeigen können. Es sind zwei regulatorische Systeme dieser Art vorhanden: Das Pedalganglion reguliert den relativen Verkürzungszustand der Muskulatur (dem bei diesen Tieren eine Art Stützfunktion zukommt) und dessen langsame Änderungen als Reaktion auf veränderte äußere Bedingungen. Dem „Cerebralganglion“ aber untersteht in gleicher Weise die Bewegung (Reizbarkeit, d. h. Reflexe und Lokomotion).

Die Frage nach einem Zwischenstadium zwischen Medusen und Schnecken veranlaßte mich, den Aszidien meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Denn diese Tiere besitzen einen Hautmuskelschlauch, daneben Zentralnervensystem; aber nicht wie die Schnecken zwei, sondern ein Ganglion.

Es galt die Frage zu lösen: „Hat das Ganglion von Ciona eine, derjenigen des Zentralnervensystems der Schnecken analoge Funktion, und wie verhält sich jenes eine Ganglion zu diesen zweien?“

Anatomische Orientierung.[1])

Die Organe der Ciona intestinalis liegen bekanntlich in einem Hautmuskelschlauche, der seinerseits von einem Zellulosemantel umgeben ist. Doch dieser letztere soll uns nicht beschäftigen, da er vor den unten zu besprechenden Versuchen in der Regel entfernt worden war. Am Hautmuskelschlauch kann man einen thorakalen und abdominalen Abschnitt unterscheiden, obwohl bei Ciona sich diese Teile nicht scharf voneinander absetzen. Uns interessiert lediglich der Thorax. Distal endet dieser in einem Siphonenpaar, einem größeren mit der Mundöffnung (Ingestionsöffnung) und einem kleineren mit der Ejektionsöffnung. Die Lage des letzteren gibt uns den „Rücken“ des Tieres an. Zwischen beiden Siphonen, also dorsal, liegt das Zentralnervensystem. Bei einer jüngeren lebenden Ciona kann man es durch den Zellulosemantel hindurchschimmern sehen, ausgezeichnet durch eine markant

[1]) Ich richte mich nach SEELIGER, OSW., Tunicata in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 3, Suppl. 1897, Lief. 6—10, 1898, Lief. 16—20, 1900, Lief. 21—25, 1903, Lief. 37—40, 1905, Lief. 53—58.



weiße Farbe. Freilich ist dieser weiße Knoten nicht ausschließlich Ganglion. Unter ihm, ventral, liegt die Neuraldrüse, ein Organ — meines Wissens — unbekannter Funktion, deren Anlage sich auf das primäre Nervenrohr des Embryos zurückführt. Daß es sich jedoch um kein nervöses, sondern wirklich um ein glanduläres Organ handelt, scheint zweifellos festzustehen. Das lehrt der feinere Bau, lehrt die Kommunikation mit einem Kanale, der in den Pharynx mündet, den Flimmergrubenkanal, und endlich die Tatsache einer mikroskopisch festgestellten Sekretion, nach dem Typ der Zellabstoßung, einem bei niederen Tieren sehr verbreiteten Modus.[1])

Das Ganglion selbst ist ein typisches Evertebratenganglion (außen vorwiegend Zellen, innen Fasermassen). Es ist langgestreckt und entsendet sowohl nach vorn als nach hinten je ein Paar Nervenstämme, die sich unmittelbar nach ihrem Austritte verzweigen und sich nach den Siphonen, der übrigen Muskulatur, sowie den Organen begeben.

Neben dem Ganglion verfügen die Aszidien über einen höchst eigenartigen Teil zentralen Nervensystems, den Ganglienzellstrang. Auch dieser ist ein Derivat des embryonalen primären Neuralrohres und zwar dessen im hinteren Rumpfteile gelegenen Abschnittes. Es handelt sich um ein teilweise noch röhrenförmiges Gebilde, das aus Fasern und Ganglienzellen besteht. Aus morphologischen Gründen (vgl. SEELIGER l. c. S. 296) erscheint es zweifelhaft, daß dieses Organ mehr sei als ein Rudiment, ein Degenerationsresiduum. Man kann bei den meisten Aszidien keine von dem Strang ausgehenden Nerven finden, alle Organe werden hingegen unmittelbar vom „Gehirn" innerviert.

Das periphere Nervensystem.

Über das periphere Nervensystem ist recht wenig bekannt. Von den Hauptstämmen sprachen wir schon. Sie wenden sich den einzelnen Muskelbestandteilen und den Organen zu; allein, wie sie sich verzweigen, sich im einzelnen den verschiedenen Erfolgsorganen zuteilen, darüber ist kaum etwas anzugeben. Die feinen Nervenfäden verlieren sich innerhalb des Muskelgewebes, so daß man sie nicht eben leicht verfolgen kann.

Bei den meisten Aszidien sollen die Nerven (fast) ganglien-

[1]) Vgl. außer SEELIGER l. c.: METCALF MAYNARD, M., 1900, Notes on the Morphology of the Tunicata. Zool. Jahrb., Abt. anat. Ontog., Bd. 13, S. 495—602 und andere Publikationen.



zellenfrei verlaufen. Bei Ciona intestinalis jedoch finden sich alle Nerven, zum Teil bis in die feinsten Verzweigungen hinein, von Zellen begleitet.

Einzelne Besonderheiten über die Endigung der Nerven übergehend, da sie für uns ohne Bedeutung sind (z. B. jene seltsamen intraneuralen Muskeln), kommen wir auf folgende Frage: Existieren außer dem Ganglion noch Teile des Nervensystems, die man zu den Zentren rechnen darf; d. h. gibt es derartige Teile, die Tonus und echte Reflexe zu übertragen vermögen? Schon das Vorhandensein des Ganglienzellenstranges, dessen Bedeutungslosigkeit wahrscheinlich, aber nicht bewiesen ist, nimmt uns das Recht, aus dem Verhalten enthirnter Cionen etwas über die Leistungen absolut zentrenloser Muskeln zu schließen. Abgesehen aber von dem Ganglienzellbesatz der Nerven, ist — und das ist die Hauptsache — ein echtes Nervennetz innerhalb des Hautmuskelschlauches vorhanden. Freilich habe ich nirgends die Beschreibung eines solchen gefunden; allein in einer Arbeit von Hunter [1]) finde ich als Fig. 3 auf S. 205 eine Abbildung nervöser Elemente des Hautmuskelschlauches im pharyngealen Siphon, die sich in nichts von den Nervennetzen unterscheiden, deren Bedeutung uns Bethe kennen gelehrt hat. Es sind also jene Gebilde, denen die Funktion primitiver Zentralorgane zuzuschreiben ist, vornehmlich die Verbindung von Empfangs- mit Erfolgsorganen.

Schon Loeb [2]) weist S. 26 seiner Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie auf diese Beobachtung Hunter's im gleichen Sinne hin.

Ich will hier antizipieren — bekannt ist es längst — daß das Verhalten des ganglienlosen Hautmuskelschlauches uns jeden Rest eines Zweifels an der Homologie jener Gebilde mit den Nervennetzen von Medusen und Schnecken nimmt. Somit ist dargetan, daß aus anatomischen Gründen Ciona als ein Vorstadium der Gastropoden aufgefaßt werden kann.

Empfangsorgane: Differenzierte Empfangsorgane (Sinnesorgane) kommen den Cionen kaum zu. Am Rande der Siphonen finden sich kleine Pigmentgruppen, die man Ocellen genannt hat;

---

[1]) Hunter, G. W. jr., 1898, Notes on the Peripheral Nervous system of Molgula manhattensis. Journ. compar. Neurol. Vol. 8, p. 202—206, Eine andere Arbeit von Hunter, Zool. Bull., Boston, Vol. 2, p. 99—115 ist mir nicht zugänglich.

[2]) Loeb, Jacques, 1899, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Leipzig, J. A. Barth.

der Beweis, daß es sich um lichtempfindliche Gebilde handelt, ist noch nicht erbracht.

Nach HUNTER (l. c.) ist die Flimmergrube, in welche der uns schon bekannte Flimmergrubenkanal mündet, auch als Rezeptor anzusehen. Diese Grube öffnet sich unweit der Ingestionsöffnung median in die dorsale Präbranchialzone des Kiemendarms. Sie ist nach HUNTER und auch nach METCALF (l. c.) reich innerviert, woraufhin ihr denn auch die Funktion eines (chemischen) Rezeptors zugesprochen wird.

Tastzellen beschreibt SEELIGER in den Tentakeln der Ciona, freilich auch unter Vorbehalt.

Sicher sind — das lehren die Versuche — Berührungs- oder undifferenzierte Empfangsorgane im Epithel dieser Tiere sehr verbreitet, am feinsten ausgebildet aber müssen sie in der Nähe von Ingestions- wie Ejektionsöffnung sein.

Es ist nicht überflüssig darauf hinzuweisen, daß die Larvensinnesorgane vor allem aber (soweit für uns wichtig) die Statocysten zurückgebildet werden, daß also das erwachsene Tier derartige Organe nicht besitzt.

Bezüglich der Muskulatur unterscheiden wir eine äußere vorwiegend längsgerichtete, und eine innere vorwiegend zirkulärgerichtete Schicht. Beide Schichten bestehen aus breiten, jedoch voneinander getrennten Faserzügen. Diese Züge setzen sich in die Siphonen fort, woselbst jedoch die Längsfaserschicht sich verdoppelt und die Ringfaserschicht umfaßt, so daß diese nunmehr als starker Sphinkter zwischen einer äußeren und inneren Längsschicht zu liegen kommt.

Experimenteller Teil.

I. Die Reflexe.

Wir wollen uns in diesem Abschnitte mit dem qualitativen Verhalten der Reflexe von Ciona intestinalis befassen, einer Aufgabe, die — wie schon die Einleitung ergibt — nur untergeordnete Bedeutung für unsere Fragestellung besitzt.

Geschichte: LOEB [1]) enthirnt Cionen um Regenerationsversuche anzustellen. Die nervenphysiologischen Nebenbeobachtungen aber

[1]) LOEB, JACQUES, 1892, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere II. Organbildung und Wachstum. Würzburg, Georg Hertz. Vgl. auch Einleitung in die vergl. Gehirnphysiol. usw. S. 22 ff.

macht er in ganz bestimmter Absicht: er will den „mysteriösen Reflexmechanismus" im Ganglion entthronen. Nicht eines Mechanismus bedarf der Reflex, sondern lediglich der Leitung.

Er entfernt das Ganglion und findet, daß der reflektorische Schluß beider Siphonen noch eintritt, wenn man einen der beiden Syphonen reizt. LOEB erzielt diesen Vorgang dadurch, daß er auf das Tier einen Tropfen Wasser aus bestimmter Höhe fallen läßt, dergestalt, daß nur einer der beiden Siphone getroffen wird.

Der einzige nachweisliche Unterschied zwischen normalem und enthirntem Tiere ist die Reizschwelle, d. i. die erforderliche Mindesthöhe des Tropfenfalles. Diese Reizschwelle nun liegt beim ganglienlosen Tiere wesentlich höher, als beim normalen. Was leistet demnach das Ganglion? Qualitativ gar nichts, das die Peripherie (d. h. die peripheren Nervennetze) nicht auch zu leisten vermag: Leitung der Erregung von Rezeptoren zu Effektoren. Allein diese Leitung durch das Ganglion ist eine bessere: geringere Reize genügen den gleichen Effekt zu erzielen.

In der Folge traten LOEB zwei Autoren entgegen. Vorab MAGNUS,[1]) und zwar mit der These: Wenn man einer Ciona das Ganglion exstirpiert, so ist und bleibt, bis zur Regeneration des Ganglions jener Reflex erloschen. Jener Tropfen von LOEB erschüttert durchaus nicht nur den unmittelbar getroffenen Sipho, sondern es teilt sich die Erschütterung dem Wasser in seiner Gesamtheit, also auch dem zweiten Sipho mit. Letzterer ist und bleibt für solche direkte Beeinflussung sehr empfindlich. Vermeidet man bei der Reizung direkte Erschütterung der anderen, so schließt sich nur die unmittelbar getroffene Öffnung.

Diese Bedingung erfüllt man aber durch vorsichtigste Berührung des zu reizenden Teiles mit einem Stabe oder mit einem Kochsalzkristall. Die Kontraktion pflanzt sich auch auf die, dem Reizorte benachbarten Muskelgruppen fort, doch bleibt sie stets eine „halbseitige". Daß der Reiz stark genug war, beweist die starke bis maximale Kontraktion des gereizten Sipho. „Damit — sagt MAGNUS (S. 486) — dürfte auch für diesen Fall das Ganglion, als das Zentrum für den Reflex in seiner Wirksamkeit sicher gestellt sein, und es bleibt kein Raum für die Annahme einer Erregungsleitung von Muskelfaser zu Muskelfaser..."

Schon im folgenden Jahre fand die Untersuchung von MAGNUS

[1]) MAGNUS, R., 1902, Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 15, S. 483—486.

Bestätigung, und zwar durch die Ergebnisse einer Arbeit von FRÖHLICH.[1]) FRÖHLICH fand noch einige andere Beziehungen des Ganglions zu den Reflexen (S. 612): „Noch auffallender ist eine Eigenschaft der enthirnten Ciona, die ich fast ausnahmslos angetroffen habe. Berührt man vorsichtig den Rumpf eines operierten Tieres (ich verwendete hierzu, um jedwede Erschütterung zu vermeiden, Haare und Borsten verschiedener Länge, die an Glasstäben befestigt waren) so kontrahiert sich in höchst energischer Weise die gesamte Ringmuskulatur des Tieres. Das vorher deutlich sichtbare Lumen der Kiemenhöhle verschwindet völlig. Damit geht eine Verlängerung des ganzen Tieres infolge Dickerwerdens der kontrahierten Ringmuskelfasern einher, die bis zu $^1/_2$ cm betragen kann." Das Tier wird gleichzeitig schmäler, — ein Beweis, daß die Längsmuskeln nicht in Aktion treten. Die Kontraktion der Ringmuskulatur auf einen Reiz von geringer Intensität fand ich bei sorgfältig operierten Tieren stets vor." Leiseste Reizung bedingt eine Ausbreitung der Ringmuskelkontraktion weit über die Reizstelle hinaus, bei der normalen Ciona bleibt die Reaktion mehr lokalisiert. Die erhöhte Reizschwelle wird auch hier festgestellt.

Wenden wir uns nun selbst den in Frage stehenden Erscheinungen zu. Wenn wir dasjenige, was bei Medusen und Schnecken bekannt ist, auf Ciona übertragen wollen, so müssen wir erwarten:

1. Die individuellen Reflexe sind an das Ganglion gebunden (wie bei den Schnecken. Bei Medusen ist kein individueller Reflex bekannt).

2. Die generellen Reflexe mögen in der Norm den Weg über das Ganglion nehmen (bessere Leitung), gebunden sind sie nicht hieran.

Bei Ciona sind mir zwei individuelle Reflexe bekannt:

1. Schluß beider Siphonen, meist unter Retraktion des Tieres (der Längsmuskeln) bei Reizung des einen Sipho. Das ist der bekannte Schutzreflex, von manchen Autoren als „der Reflex" beschrieben.

2. Schluß eines Sipho, schnelle Kontraktion aller Muskeln, Offenbleiben des andern Sipho (meist, aber nicht immer des Analsipho). Dieser Reflex dient zum Herausschleudern von Fremdkörpern, Wasser, Kot usw., und mag Ejektionsreflex heißen.

[1]) FRÖHLICH, ALFRED, 1903, Beiträge zur Frage der Bedeutung des Zentralganglions bei Ciona intestinalis. Arch. ges. Physiol., Bd. 95, S. 609-615.



Die Ursache der Erscheinung ist nicht zweifellos geklärt. Sie mag durch den Reiz verursacht werden, den die betreffenden Fremdkörper ausüben. Ich habe sie aber besonders häufig beobachtet, wenn ich normale Tiere in kleinen Wasserquanten längere Zeit hielt. Möglich daß dann der Reflex eine dispnoische Erscheinung ist, deren Bedeutung dann leicht verständlich wäre.

Ich glaube, daß diese Reflexmechanismen noch ein ziemlich dankbares Gebiet sein würden, möglich daß sich auch noch andere Reflexe fänden, obwohl an eine reiche Ausbeute wohl kaum zu denken ist. Meine Aufgabe lag auf einem anderen Gebiete, so ist denn nur der „Schutzreflex" gelegentlich Gegenstand meiner Untersuchungen geworden.

Diese Untersuchungen wurden an ganglienlosen Tieren ausgeführt. Die Enthirnung geschah wie folgt: Vorsichtig werden beide Siphonen auseinandergezogen, mit feiner spitzer Schere von der Seite her ein kleiner Einschnitt gemacht, mit dem zugleich ein Teil des das Ganglion haltenden Gewebes zerschnitten wird. Nun führen wir durch die Öffnung eine feine Pinzette ein, fassen das Ganglion und ziehen das bereits gelockerte vorsichtig, ohne Zerrung eben soweit heraus, daß wir mit einem einzigen Schnitt Ganglion (nebst Drüse) glatt abtrennen können. Ich halte es nicht für möglich, schonender vorzugehen.

Die Schwierigkeit den Reflex zu untersuchen, scheint mir noch wesentlich größer zu sein als Magnus sie darstellt.

1. Ein Ausbleiben des Reflexes ist nicht unbedingt beweisend, denn, wenn wir das Ganglion entfernen, so zerstören wir auch stets einen mehr oder weniger großen Teil des darüberliegenden Gewebes. Damit ist aber die direkteste Kommunikation zwischen beiden Siphonen, auch was die Netzbahn anbetrifft, zerstört. Was das aber heißen will, weiß man schon seit den Versuchen von Romanes am Manubrium der Meduse.

2. Tritt der Reflex ein, so ist wiederum schwer auszuschließen daß er Analsipho, wenn wir den anderen gereizt haben, den Reiz nicht auf mechanischem Wege empfangen hat. Die gereizte Hälfte retrahiert sich, dadurch gerät der Mantel in Bewegung, die sich meist der anderen Seite mitteilt. Ohne Mantel aber lassen sich natürlich diese Versuche nicht anstellen.

Um diese Fehlerquellen nach Möglichkeit zu verringern, habe ich 1. die schonende Exstirpation von verschiedenen Seiten her ausgeführt. Ich glaube nicht, daß dies einen Unterschied im Resultat ergeben hat. 2. Ich habe ferner in vielen Fällen das untersuchte

Tier mit zahlreichen Nadeln in der Präparierschale so festgesteckt, daß eine mechanische Beeinflussung beider Teile fast ausgeschlossen war.

Es gelingt nun den Ingestionssipho[1]) zu reizen, daß er sich schließt, ja zuweilen, daß er, und sogar ein Teil des Rumpfes sich retrahiert, ohne den Ejektionssipho überhaupt in Mitleidenschaft zu ziehen. Hierbei ist es gleichgültig ob man elektrisch, chemisch oder mechanisch reizt. Damit ist bewiesen, daß durch unseren Eingriff die Kommunikation zwischen beiden Syphonen in weitgehendem Maße gestört ist; wahrscheinlich aber hat das Ganglion diese Verbindung hergestellt.

Dieser Beobachtung konnte ich jedoch eine andere gegenüberstellen. Das von MAGNUS vorgebrachte Argument, es sei der Reiz ein hinreichender gewesen, da „starke bis maximale“ Kontraktion eintrat, ist für diesen Fall nicht stichhaltig. Das wird dem Kenner der Evertebratenphysiologie kaum entgehen. Selbst wenn Maximalkontraktion als solche wirklich nachgewiesen wäre, so gäbe uns das kein Argument an die Hand, etwas über das Ausbreitungsrayon der verursachten Erregung auszusagen. Das sind zwei Größen, die voneinander gänzlich unabhängig sind.

Tatsächlich ist es mir in einer ganzen Anzahl von Fällen gelungen, den großen Sipho so nachhaltig zu reizen, daß man die Ausbreitung der Erregung erst auf den Sipho selbst, dann auf den Rumpf und endlich auf den kleinen Sipho verfolgen konnte. Dieser schloß sich und zog sich zurück. Natürlich habe ich die obigen Argumente, die gegen die Beweiskraft der Versuche sprechen, nicht vollständig entkräftigt, allein, eine mechanische Leitung ist hier denn doch recht unwahrscheinlich. Einmal gelingt der Versuch bei Tieren, die frei sind so gut wie bei festgesteckten; im Wasser so gut wie in der Luft. Auch ist die Art der Reizung gleichgültig, am wirksamsten ist Zwicken mit einer Pinzette,[2]) oder elektrische Reizung. Doch muß man sich bei dieser überzeugen, daß die Reaktion nicht Stromschleifen zuzuschreiben ist. (Man bringt zur Kontrolle die Elektroden in die Nähe des kleinen Sipho, in diesem Falle das Seewasser als Leiter benutzend.)

Zur chemischen Reizung muß man Säuren nehmen, denen man Farbstoff zusetzen kann, um ihre Ausbreitung zu kontrollieren.

---

[1]) In der Norm scheint mir dieser der reizbarere zu sein, obwohl der Reflex auch umkehrbar ist.

[2]) Ich kann dafür einstehen, daß eine „Erschütterung“ des Analsipho nicht stattgefunden hat (Kontrollversuche usw.).

Selten gelingt der Versuch an einem Tiere mehr als zweimal hintereinander, offenbar der Ermüdung oder Zerstörung der Rezeptoren wegen.

Ich war in der Lage die Versuche Herrn Kollegen BAGLIONI zu demonstrieren, dem ich auch an dieser Stelle dafür danke, daß er gütigst sich von dem Eintreten gewisser Erscheinungen mit mir hat überzeugen wollen, Erscheinungen, die in anderer Weise nicht objektiv zu registrieren waren.

Was lehrt der Versuch? Keineswegs, daß der echte Reflex des Ganglions nicht bedarf! Was ich da erzielt habe, ist der Schutzreflex nicht, sondern nur das Eintreten eines bislang unbeobachteten Teiles des generellen Reflexes. Der echte Schutzreflex charakterisiert sich durch blitzschnelles Schließen beider Siphonen, neben dem Retraktion eintreten **kann**, aber nie geht diese dem Schluß voraus. Der echte Reflex zeigt eine feine Abtönung der Einzelbewegungen gegeneinander, denen eine entsprechend individualisierte Anordnung der Bahnen mit ihren bestimmten und relativ großen Leitgeschwindigkeiten entspricht, und diese Bahnen laufen mit größter Wahrscheinlichkeit durch das Ganglion. Das Netz aber gehorcht den generellen Gesetzen: langsame Ausbreitung der Erregung überallhin, mit starkem Dekrement. Ob ventrale und dorsale Tierhälfte miteinander nicht in gleicher Weise zusammenhängen, als die einzelnen Teile jeder dieser Hälften untereinander, darüber kann derzeit nichts Positives ausgesagt werden.

Merkwürdig ist der Schluß den MAGNUS aus seinen Versuchen zieht: „Es bleibt kein Raum für die Annahme einer Erregungsleitung von Muskelfaser zu Muskelfaser.“ Den nämlichen Gesetzen, denen die Ausbreitung der Erregung von einer Seite zur anderen genügen würde — oder genügt, muß auch diejenige Ausbreitung gehorchen, die MAGNUS selbst findet: die „halbseitige“. Die Muskelleitung wird durch HUNTER und den Umstand unwahrscheinlich gemacht, daß (wenigstens wirbellose) Metazoen leitfähige Muskeln überhaupt nicht besitzen. Unsere Versuche tangieren jedoch nur anatomische Fragen. Wie verläuft die Kommunikation, oder aber, wo habe ich sie neben beabsichtigter Zerstörung, unbeabsichtigt unterbrochen. Für die Frage nach der Funktion des Ganglions scheinen mir die Resultate wenig Bedeutung zu haben. Um die Leitung der wenigen individuellen Reflexe schneller und eben individualisiert zu besorgen, bedurfte es sicherlich keines komplizierten Ganglions, sondern etwa eines spezialisierten Teiles des Netzapparates. Wir werden später sehen, daß die **generellen** Reflexe wie bei der Schnecke

so gut durch Netz als durch Ganglion gehen können. Sie gehen durch das Ganglion, weil die „langen Bahnen", die über dieses Organ führen, besser leiten. Allein wir dürfen nicht vergessen: der Reflex geht ursprünglich nicht durch das Ganglion, weil die Netze schlecht leiten, sondern die Netze leiten relativ schlecht, weil das Ganglion ihnen einen Teil der Leitfunktion abnimmt. Das zeigt die Meduse. Freilich sind wir hier im Gebiete der Spekulation, aber doch einer recht wohlbegründeten Spekulation. Jene Reflexleitungen sind in der Tat Nebenleistungen des Ganglions, im Prinzip dem System I. Ordnung möglich. Mir ist kein Beispiel aus der vergleichenden Physiologie bekannt, dafür nämlich, daß ein Tier über zwei verschiedene, ausgebildete Organsysteme verfüge, die beide im Prinzip das Gleiche und nur das Gleiche leisteten, lediglich quantitative Differenzen aufweisend. Wir müssen erwarten, daß die eigentliche Funktion des Ganglions uns noch unbekannt ist: nämlich diejenige Funktion, dem das Ganglion seine phylogenetische Entstehung verdankt, die Funktion mit der die Aszidie sich irgend einer Notwendigkeit anpassen mußte, einer Notwendigkeit, welche die Aufgabe „Leben" an sie stellte. Es gibt keine Organe, die diesem Grundsatze nicht genügen.

Wenden wir uns zu den Angaben von Fröhlich bezüglich des Vorherrschens der Ringmuskeln und der großen Reizausbreitung bei enthirnten Tieren. Gewiß, ich kann ihm diese Angabe bestätigen. Allein einen qualitativen Unterschied bezüglich dieser Erscheinungen zwischen normalem und enthirntem Tiere, war mir zu finden nicht möglich. Ich fand am normalen Tiere mit und ohne Mantel, und auf leichte Berührung mit der Pergamentspitze oder Borste eines Rohrhebels vom Kymographion: 1. Ausgesprochenes Vorherrschen der Ringmuskelkontraktion, 2. mit zunehmender Reizstärke, zunehmende Ausbreitung der anfänglich mehr lokalisierten Kontraktion, 3. generelle Kontraktion.[1]) Nun das ist die nämliche Reihenfolge wie beim enthirnten Tier. Auch da tritt die Erscheinung vorab lokalisiert auf.

Quantitative Unterschiede sind freilich vorhanden. Fröhlich gibt an, daß beim Enthirnten die Ringmuskeln auf Reize hin noch isoliert antworten, Reize, die beim Normalen schon Kontraktion der Längsmuskeln mitbedingen. Der Autor erklärt den Unterschied durch die verschiedene Reizschwelle. Die Längsmuskeln sind an

[1]) Die Versuchsreihe darf nicht durch den Ejektionsreflex gestört werden.



sich schwerer reflektorisch erregbar (das ist eine Tatsache). Gesteigerte Schwelle durch die Operation bedingt, wird den Unterschied bei schwacher Reizung noch deutlicher machen.

Ob für die Ausbreitung des Reizes ein derartiger quantitativer Unterschied zwischen normalem und operiertem Tiere nachweisbar ist, weiß ich nicht: bei beiden breitet sich die Erregung aus. Zur Feststellung der relativen Zone müßten wir das Verhältnis zwischen Reizschwelle und Reizleitung in Netz und Bahnen kennen. Reizt man beide Tiere minimal, wie es Fröhlich tut, so trifft an sich das ganglienlose Tier ein stärkerer Reiz, da es ja doch ebenfalls bis zur Reaktion gereizt wird; rechnet man dazu die Undosierbarkeit dieses Reizes (Borste), so erscheint das Resultat doch recht zweifelhaft, selbst wenn der Unterschied in der Ausbreitung sehr deutlich wäre. Das ist er jedoch keinesfalls, ich möchte nicht die Verantwortung übernehmen mit diesen Ergebnissen die Existenz solchen Unterschiedes zu behaupten. „Man wird zur Annahme hingeführt, als seien im Ganglion regulatorische Apparate enthalten, welche beim normalen Tiere die Kontraktion auf die gereizte Partie beschränken“ (l. c. p. 614).

Ich muß zu meinem Bedauern diesen Satz als unbewiesen betrachten. Mehr noch, bestünde der Satz zu Recht, so müßte sich doch auch mit objektiven Meßmethoden ein Einfluß des Ganglions auf die Reizbeantwortung dartun lassen. Die höhere Reizschwelle des operierten Tieres können wir freilich bestätigen; aber mit einer Funktion des Ganglions haben wir es auch da nicht zu tun, die Reizbeantwortung untersteht ihm — unmittelbar — nicht.

Genug, diese Versuche sind lediglich neue Belege für die bekannten Gesetze der Leitung in nervösen Netzen, die Funktion des Ganglions tangieren sie nicht. Darum bin ich auch nicht über eine gründliche Nachuntersuchung hinausgegangen.

II. Die quantitativen Verhältnisse der Reizbarkeit.

A. „Reflektorische Reizbarkeit“.

Wenn man einen Schneckenfuß mit, und einen solchen ohne Ganglion „reflektorisch“ reizt, so ergibt sich, daß das normale Tier eine wesentlich niedrigere Schwelle hat, und bei gleichem Reiz erheblich höhere Ausschläge gibt als das ganglienlose. Die Methode ist folgende: Der betreffende Fuß kommt auf zwei Staniolscheiben zu liegen, die ihrerseits auf einer horizontalen Glasplatte fixiert

sind, und je mit einem Pole eines Induktionsapparates in Verbindung stehen. Gereizt wird mit Einzelschlägen. Die Einzelheiten gebe ich weiter unten an. Gewiß haben wir keine Garantie dafür, daß es sich um reine Rezeptorenreizung handele („Reflex"). Für unsere Fragestellung ist dies jedoch bedeutungslos, da wir unter identischen Bedingungen zwei Tiere miteinander vergleichen.

Mit mechanischer oder chemischer Reizung erhalten wir die gleichen Resultate; die elektrische ist jedoch — vor allem, der Dosierung wegen — die bequemere. Der Muskel ist mit irgend einem Registrierapparat oder Schreibhebel in Verbindung. Alle äußeren Bedingungen (Temperatur, Belastung) müssen in allen verglichenen Fällen dieselben sein.

An Stelle der Schneckenfüße nehmen wir nun je eine Ciona intestinalis. Wir entfernen den Zellulosemantel und das Abdomen, der so entleerte und stets offene Schlauch wird sich nunmehr bei eintretender Ringmuskelkontraktion nicht nennenswert ausdehnen. Es kommt dieser Art Ausdehnung bei den Versuchen denn auch keinerlei Bedeutung zu. Dazu kommt, daß wir möglichst wenig lokal reizen (große Staniolstreifen) und Ströme anwenden, die unmittelbar Längsmuskelkontraktion bedingen. Aber selbst bei Bestimmung der Reizschwelle, habe ich nie etwas anderes als Verkürzung bei dieser Anordnung erhalten. Etwas anderes wäre es, wenn der Hautmuskelschlauch eine zusammenhängende Muskellage darstellte, nicht von lockerem Bindegewebe unterbrochen (Belastung!). Die Registrierung geschieht entweder graphisch oder durch Ablesung der Grammzahl an einer mit dem Tier in Verbindung stehenden Hebelgewichtwage.[1]) Diese dient natürlich zugleich zum Belasten und zum Registrieren.

Die Reizschwelle wird in üblicher Weise festgestellt.

Ich lasse ein Protokoll folgen, welches sich auf die Ausschlagshöhe bezieht, ich habe mehrere Versuche angestellt.

Tabelle I.

Hautmuskelschlauch von Ciona intestinalis mit Ganglion auf zwei Staniolstreifen, und in Verbindung mit einer Hebelgewichtwage (auxotonisch), mit deren Hilfe das Tier mit 15 gr belastet wurde. Es tritt durch Dehnung des Muskels Entlastung ein, bis die Wage 5 g anzeigt; dann wird mit Einzelschlägen gereizt. Angegeben sind die Minimaleinstellungen und der jeweilig höchste Stand des Zeigers nach dem Stromschluß; je 1' Pause zwischen den Schlägen.

[1]) Die Beschreibung des hierzu verwandten Apparates findet sich in meiner Arbeit l. c. II, S. 197f.; ich komme auch hier noch darauf zurück.

Einstellung	Zeiger erreicht nach Stromschluß
5 g	8 g
4,8 „	7,2 „
4,8 „	7,2 „
Exstirpation des Ganglions	
4,8 „	5,4 „
4,3 „	4,9 „

Die Tatsache ist — wie öfters hervorgehoben — nicht neu, und beweist an sich noch nicht, daß wir es da mit einer regulatorischen Funktion des Ganglions zu tun haben. Läßt eine solche sich ausschließen, so ist das Verhalten wie folgt zu erklären: Im normalen Tiere nimmt die Erregung ihren Weg über die langen Bahnen und das Ganglion. Nach Enthirnung ist dies unmöglich; die Erregung kreist nun in den Netzen und diese leiten schlecht. Daß nun das Ganglion wirklich kein Regulator der Reizbarkeit ist, läßt sich leicht zeigen.

B. Direkte Reizbarkeit.

Ich habe bei der Schnecke gezeigt, daß, wenn man die Elektroden an die langen Bahnen unmittelbar anlegt, die An- oder Abwesenheit des Pedalganglions auf Schwelle oder Ausschlagshöhe keinen Einfluß hat (l. c. III). Vom Cerebralganglion sehen wir hierbei ab. Verfügt das Tier nur über das Pedalganglion, so ist seine „Reflexerregbarkeit“ sicherlich nicht unter normal (sondern gesteigert). Entfernen wir es, so erhalten wir die dargetane Depression. Ganz anders bei „direkter Reizung“: hier sind derartige Unterschiede nicht nachzuweisen. Der Versuch scheint mir beweisend: denn wenn wir die Bahnen desjenigen Tieres reizen, das noch sein Ganglion besitzt, so haben wir ja auch mit einer Art Reflex zu tun, neben direkter Reizung: die Bahnen enthalten ja zentripetale und zentrifugale Fasern. Wir entfernen das Ganglion, sistieren bei der Reizung dadurch den reflektorischen Teil und erhalten genau den gleichen Ausschlag, genau die gleiche Erregbarkeit. Das Pedalganglion der Schnecke hat also auf die Reizbarkeit keinen Einfluß, die erhöhte Reflexerregbarkeit ist der nun sattsam bekannten Leitungsdifferenz zwischen Bahnen und Netz zuzuschreiben. Für Ciona zeigen wir sogleich das gleiche Verhalten. Allein dies Verhalten klarzulegen ist nicht der Hauptzweck des Versuches. Kehren wir vorab zu Helix zurück. So wenig hier die Enfernung des Pedalganglions auf den Ausschlag des Muskels von Einfluß ist,

so bedeutungsvoll ist das Vorhandensein des Cerebrale. Es imponiert dies bei der dargetanen Anordnung als Hemmungszentrum, in Wirklichkeit ist es der Regulator der gesamten Reizbarkeit: Schwelle und Ausschlag (Bewegung). Gibt es bei Ciona etwas analoges?

Anordnung: Die vom Cionenhirn ausgehenden Bahnen sind viel zu fein, als daß man sie mit einer Elektrode fassen könnte, ohne folgende Bedingung zu verletzen: Es sollen alle diejenigen Bahnen gereizt werden, die überhaupt das Ganglion mit der Peripherie verbinden. Geschieht dies nämlich nicht, so mag eine quantitative Differenz des Ausschlages dadurch zustande kommen, daß die nicht unmittelbar gereizten Bahnen auf reflektorischem Wege, d. h. durch Vermittlung des Ganglions erregt werden, eine Erregung, die nach Entfernung des Ganglions wegfällt. Ich bin daher wie folgt verfahren: Ich nehme ein Stück des Hautmuskelschlauches, in der Regel aber ohne Siphonen; dann umsteche ich das Ganglion sorgfältig mit der Lanzette, daß nur eine, aber relativ breite Gewebsbrücke es mit dem Muskelschlauch verbindet. Die Muskelbrücke muß natürlich möglichst viele der von den hinteren Hauptstämmen ausgehenden Bahnen enthalten. Sie wird nun mit zwei Lamettafäden umlegt, die mit den Polen des Induktionsapparates in Verbindung stehen. Gereizt wird mit Einzelschlägen, doch müssen diese sehr stark sein, vornehmlich der geringen Stromdichte wegen. Über die wirkliche Stärke exakte Angaben zu machen ist überflüssig, da wir nur Vergleichungszahlen gewinnen wollen. Das nämliche gilt für alle anderen äußeren Bedingungen (Temperatur und Belastung).

Festgestellt wird der maximal zulässige Rollenabstand, ferner am Kymographion (isotonisch) oder an der Hebelgewichtwage (auxotonisch) die Hubhöhe.

Das Resultat von etwa 15 Versuchen ist: Das Ganglion von Ciona intestinalis hat auf die „direkte Reizbarkeit“ überhaupt keinen Einfluß.

Aus den vielen Beispielen greife ich je eins heraus. Vorab für den Ausschlag; und zwar wähle ich ein solches mit auxotonischem Verfahren, da Zahlen für diese Versuche übersichtlicher sind, als Kurven.

Tabelle II.

Muskelschlauch mit Ganglion. Die von diesem ausgehende, einzig belassene Gewebsbrücke mit Lamettafäden umlegt. Einzelschläge. Pause zwischen den Schlägen je 1′. Auxotonisch.

Einstellung	nach Stromschluß erreicht der Zeiger
2,5 g	5,0 g
2,5 „	5,1 „
2,5 „	5,0 „
Exstirpation des Ganglions	
2,5 „	5,1 „
2,2 „	5,0 „
2,2 „	4,9 „

Daß hier das Ganglion noch in funktioneller Verbindung mit dem Tiere war, zeigt der geringe Tonusfall, der nach langer Konstanz eintrat. Auf diese Erscheinung an sich kommen wir später zurück; von der Schnecke aber wissen wir schon, daß nach Belastung (Dehnung), Exstirpation des Pedalganglions Tonusfall bedingt.

Das nämliche Resultat erzielen wir, wenn wir die Schwelle bestimmen. So ist vor und nach Exstirpation ein R.A. = 8 cm als Grenze zulässig; ein andermal 9,5 cm. Beidesmal zeigt der Tonusfall, daß wir wirklich die beiden gewünschten Zustände miteinander vergleichen.

Ich war später überrascht zu finden, daß meine Vorsichtsmaßregel mit der einzig belassenen Gewebsbrücke, zur Erzielung des Resultates wenigstens, überflüssig ist. Man kann eine normale Ciona nehmen, ihr den Mantel lassen, an zwei Stellen je einen Lamettafaden in den Muskelschlauch einnähen (am besten je zwei Schlingen) und erhält, auf elektrische Reizung hin, vor und nach Ganglienexstirpation, gleiche Reaktion.

C. Vergiftung des Ganglions und deren Wirkung auf die Reizbarkeit.

Ich habe dann weiter Fragen verfolgt, deren Beantwortung bei der Schnecke mir nicht resultatlos geblieben zu sein schien.

In der Norm erwies sich das Cerebralganglion als Hemmungszentrum der Reizbarkeit gegenüber. Es leistete diese Funktion am besten dann, wenn es halb gelähmt oder, wie wir sagten, wenn sein aktiver Zustand (durch Kokain) herabgesetzt war. Je mehr wir das Ganglion von Helix kokainisieren, desto geringer werden die Ausschläge (Anordnung wie oben). Im Momente, wo die Lähmung vollkommen ist, springt die Reizbarkeit in die Höhe wie beim enthirnten Tiere.

Läßt sich für Ciona vielleicht hierfür eine Analogie finden?

Die Tiere werden wie oben teils „reflektorisch“, teils durch eingenähte Lamettafäden gereizt. Ein knapp vor dem Ganglion angebrachter Rasiermesserschnitt legt dieses Zentrum frei. Man bestimmt die Reizbarkeit und pinselt dann Kokainlösung von 1—2 % auf das Ganglion. Erneuerte Prüfung gibt den Vergleichungswert, der nur gültig ist, wenn am Schlusse des Versuchs das Ganglion noch direkt reizbar ist.

Der Eingriff (nämlich die Bepinselung) ist für die Reizbarkeit nicht sehr einschneidend. Oft ändert sich gar nichts. Hat das Tier besondere Tendenz zu „ermüden“, so gehen die Werte trotz der Pausen von 1 Minute zwischen den Schlägen etwas zurück, doch etwa im gleichen Verhältnis, wie vor dem Eingriff, eher weniger. Ein wirklicher, durch das Kokain bedingter Rückgang läßt sich nie nachweisen, oft nimmt die Reizbarkeit sogar zu; zum Beispiel:

Tabelle III.

Ciona intestinalis. Hautmuskelschlauch auf zwei Staniolblättern. Belastet mit 15 g, spontane Entlastung auf 3 g. Doppelschläge mit je 1′ Pause. Auxotonisch.

Einstellung	nach Stromschluß
(3 g	5 g)
2,9 „	4,5 „
Kokain auf das Ganglion	
(3 „	5 „)
2,9 „	4,9 „
(2,6 „	4,4 „)

Das Ganglion ist direkt reizbar.

Die unbedeutende Zunahme der Reizbarkeit soll uns weiter unten beschäftigen. Für hier genügt die Erkenntnis, daß das Ganglion von Ciona, auch im Zustande „verminderten aktiven Zustandes“ keine Wirkung auf die Reizbarkeit ausübt, die mit einer solchen des Schneckenhirnes analogisierbar wäre. Wir können diesem Beispiel für das Fehlen einer Regulation der Bewegung noch ein weiteres angliedern.

III. Reizbarkeit und Temperatur.

Wie nun, wenn wir der Ciona eine Aufgabe stellen, zu deren Lösung es — nach unserer Erfahrung an Helix — der bewegungs-

regulierenden Funktion eines Zentrums bedarf? Besäße eine Helix kein Cerebralganglion, so würde sie gewissen äußeren Bedingungen durchaus preisgegeben sein, z. B. der Außentemperatur. Mit wachsender Temperatur würden Bewegungen und reflektorische Reaktionen an Amplitüde zunehmen. Das normale Tier hingegen reagiert, wohl bis an die deletär wirkenden Wärmegrade hinan, also noch weit jenseits der bei uns vorkommenden Maximaltemperaturen, stets in normaler Weise. (Gleichfalls soweit das die Amplitüde angeht.)

Um dies zu untersuchen bringe ich die Tiere in den Wärmekasten, den ich (l. c. II, S. 545) beschrieben habe. Das ist ein Blechkasten, etwa 6 cm lang, 4 cm hoch, 3 cm breit, dessen beide schmalsten Seitenwände nahe am Boden je ein kreisrundes Loch tragen, von 2,5 cm Durchmesser. Durch beide Löcher ist ein Blechrohr gleichen Durchmessers gelegt und eingelötet, ein Rohr, das, so lang wie der Kasten, diesen ganz durchsetzt. In diesem Rohre befindet sich das Tier und kann am Kymographion, oder an der Hebelgewichtwage arbeiten. In der Wanne befindet sich Wasser bestimmter Temperatur, und ein Thermometer. Ein Pol des Induktionsapparates steht mit dem „Wärmekasten" in Verbindung, der andere Pol aber durch Vermittlung eines Staniolstreifens mit dem Tiere selbst. Aus Zeitmangel, und da es mir nicht so sehr darauf ankam, das Verhalten des Tieres gegen Wärme an sich zu prüfen, habe ich nur einzelne Punkte der Wärmeskala geprüft.

Tabelle IV.

Beschreibung siehe Text. Die Resultate des Versuches sind nur teilweise reproduziert, wiederholte Bestätigungen bei gleichen Temperaturen sind weggelassen. Auxotonisch.

Normales Tier.

Temperatur des Wassers	Einstellung	nach Stromschluß
9 °	6 g	6 g (unerregbar)
11,5 °	5 "	5 " "
15 °	5,1 "	6,1 "
17,5 °	8,0 " [1])	9,5 "
19,5 °	6,2 "	9,7 "
21,5 °	5,9 "	9,9 "
26,5 °	5,6 "	7 "
32 °	5,0 "	6,3 "
	Pause	

[1]) Schnell zunehmende Temperatur hat oft Verkürzungszunahme zur Folge. Das Resultat wird hierdurch nicht beeinflußt.

Temperatur des Wassers	Einstellung	nach Stromschluß
35,2 °	2,5 g	3,5 g
39 °	2,3 „	2,7 „
41 °	2,1 „	2,1 „ (unerregbar)

Exstirpation des Ganglions

Temperatur des Wassers	Einstellung	nach Stromschluß	
40°	2,0 g	2,0 g (unerregbar)	In umgekehrt. Reihenfolge gewonnen
38°	3,8 „	4,1 „	
28°	2,0 „	2,7 „	
22°	2,2 „	4,1 „ (Maximum)	
19°	2,3 „	3,7 „	
15°	2,1 „	2,9 „	
11°	3,3 „ [1]	3,3 „ (unerregbar)	
	zur Kontrolle		
26°	1,7 „	2,1 „	
24°	1,9 „	3,0 „	

Andere Tiere zeigen die nämlichen Verhältnisse. Das Maximum schwankt zwischen relativ kleinen Werten 21,5°—24° C Wassertemperatur, soweit meine Erfahrungen reichen.

Was lehren diese Versuche?

Die normale Ciona ist von der Außentemperatur in hohem Maße abhängig. Ihre Reaktionsänderungen, bedingt durch Schwankungen der Temperatur, vermag das Zentralnervensystem nicht zu beeinflussen. Normales und enthirntes Tier verhalten sich in gleicher Weise. Das Reaktionsoptimum ist so eingestellt, daß es etwa der Durchschnittstemperatur des Golfs von Neapel entspricht. Man rechnet in Neapel (so sagte mir Herr Dr. LO BIANCO) an der Seeoberfläche, als Minimum 13° als Maximum 26—28°. Die von mir gefundenen Zahlen entsprächen demnach besonders gut dem Sommer, also der Zeit in der diese Untersuchungen angestellt wurden (Ende Juli). Ob die Tiere bezüglich der Reaktion eine Wintermodifikation [2]) haben oder ob sie im Winter träge reagieren, konnte ich natürlich nicht feststellen. Übrigens entsprechen obige Temperaturen des Golfs ja nur der Oberfläche.

Kapitel II und III lehren, daß das Ganglion von Ciona keine Eigenschaft mit dem Zerebralganglion

[1]) Kältewirkung.

[2]) Eine solche bewiese keine Anpassungsfähigkeit des Tieres an die veränderte Bedingung, sie wäre sonst konstant in unserem Versuche eingetreten. Eine derartige Modifikation wäre vergleichbar dem Winterpelz mancher Tiere wie Lepus variabilis u. a.

der Schnecken gemeinsam hat, daß es also die Bewegungen des Tieres unmittelbar in keiner Weise beeinflußt.

IV. Der Tonus.

Loeb sagt (l. c. S. 38): „Hat man einer Ciona das Ganglion exstirpiert, so bleibt sie zunächst maximal kontrahiert. Nach einiger Zeit, im günstigsten Falle schon am nächsten Tage streckt sie sich jedoch wieder aus.“ Fröhlich (l. c. S, 609 ff) ist anderer Ansicht. Bei gut ausgeführter Operation ist schon $^1/_2$—1 Stunde p. Op. das Tier wieder ausgestreckt, stets aber 2—3 Stunden. Aber auch schon während des Kontraktionsstadiums ist ein deutlicher Unterschied zugunsten des höheren „Tonus“ normaler Tiere nachzuweisen. „Während letztere (normale kontrahierte Cionen) sich so stark zusammenziehen, daß sich das Tier der Kugelgestalt nähert, bemerkt man an operierten Tieren bei näherem Zusehen, daß der Mantel gewissermaßen schlotterig das Tier umgibt.“ Ganglienlose Cionen zeigen also herabgesetzten Tonus. Bringt man, selbst durch scharfen Reiz den Sipho solchen Tieres zum Verschluß, so öffnet er sich schnell wieder, während ein normales Exemplar mit maximaler, andauernder Kontraktion der Gesamtmuskulatur usw. antworten würde. Das dargetane Verhalten wird durch Zahlen belegt, welche die Zeit angeben, die zur Wiedereröffnung des Sipho notwendig ist. Der Reiz, dessen es zum Verschluß bedurfte, ist nicht dosiert („leise Berührung“, „starker Reiz“ usw.). „Das Verhalten der operierten Ciona kann wohl nur dahin gedeutet werden, daß (abgesehen von der von Loeb konstatierten Erhöhung der Reizschwelle) nach Entfernung des Ganglions eine sehr beträchtliche Herabsetzung des Tonus eingetreten ist“ (l. c. S. 610).

Leider darf ich nicht auf meine eigenen Resultate eingehen, ohne den dargetanen entgegenzutreten. Daß nach dem Eingriff der Mantel „schlotterig das Tier umgibt“ ist leicht durch die Operationswunde zu erklären: Der Turgor des normalen Tieres ist durch den Gehalt an Wasser, vornehmlich des Kiemendarms bedingt. Man reizt das Tier, es kontrahiert sich, schließt aber vorher die Siphonen. Das nämliche tritt natürlich ein, wenn man eine Ciona operiert; doch nunmehr preßt die Muskulatur das Wasser aus dem Kiemendarm durch die Operationswunde aus. Damit ist alles erklärt.

Gewiß strecken sich die Tiere nach Abklingen des durch die

Operation verursachten Reizzustandes wieder aus; ob zur Norm, läßt sich mit bloßen Augen nicht entscheiden. Das dies aber mit dem Tonus nichts zu tun hat, daß dieser mit der Zeit, nach der Operation zunimmt, zeige ich unten in objektiver Weise.

Auch aus den Zeitversuchen (Reizlösung) schließt der Autor auf herabgesetzten Tonus. Sehen wir vorderhand von der Frage ab, ob diese Versuche irgend etwas mit dem Tonus zu tun haben. Würde FRÖHLICH mit dosierbaren Reizen und an einem Registrierapparate gearbeitet haben, so lauteten die Ergebnisse gewiß anders. Gleiche Reize darf man zur Vergleichung nicht anwenden, da sie auf normales und operiertes Tier gänzlich verschiedene Wirkung ausüben: Stets wird das operierte Tier sich schneller ausdehnen, da es viel geringeren Reiz erhielt; aber ich wiederhole immer wieder, beim wirbellosen Tier ist Reizwirkung nur durch Meßinstrumente nachzuweisen. Wir müssen ein normales Tier reizen und die Zeit messen, deren es zur Wiederausdehnung bis zu bestimmter Länge bedarf, dann exstirpieren wir das Ganglion und reizen bis der gleiche Kontraktionsgrad erreicht ist. Dazu gehört natürlich ein viel stärkerer Reiz als vorher. Ein Beispiel: Normales Tier, auxotonische Anordnung. Man reizt bis der Zeiger 5 g angibt, und mißt die Zeit, die er braucht, um auf 3 g zu sinken.

Je öfter man diese Versuche bei auxotonischer Anordnung wiederholt, allerdings nur bis zu einer gewissen Grenze, desto mehr nimmt diese Zeit ab. Hierfür gibt es Erklärnngen, doch sollen uns diese hier nicht beschäftigen. Es ergibt sich:

Fallzeit = 60″
„ = 17″

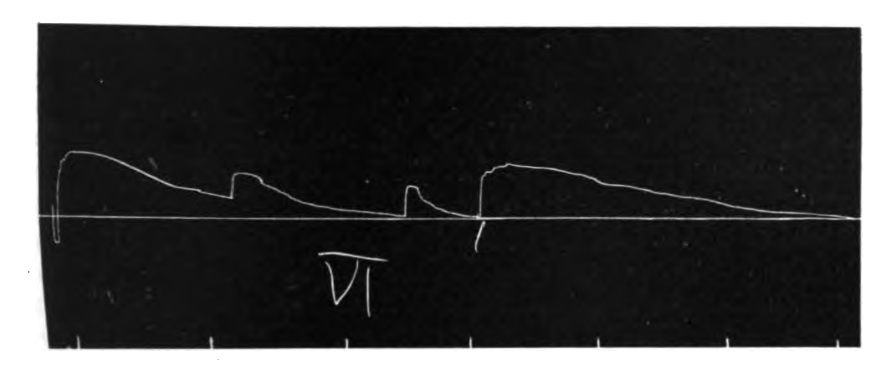
Nun exstirpieren wir das Ganglion, warten und reizen.

Fallzeit = 30″

Da hat also die Fallzeit infolge der Operation, verglichen mit dem letzten Resultat, wieder zugenommen.

Analoge Versuche wurden am Kymographion ausgeführt. Das eingespannte Tier wird gereizt, und die Reizlösungskurve aufgenomen. Dann exstirpiert man das Ganglion. Die Kontraktion auf den Reiz hin, den die Operation darstellt, treibt den Hebel in die Höhe und man nimmt die nun sich ergebende Fallkurve auf. Ich habe den Versuch oft wiederholt; einigemale ist mir's ziemlich gut gelungen in beiden Vergleichungsfällen die nämliche Höhe zu erzielen. Stets ist ein Unterschied in der Steilheit kaum nachzuweisen, stets aber

ist es eher **die Kurve** der enthirnten Ciona, die die weniger steile Kurve gibt. (Vgl. Textfigur.)



Die kleinen „spontanen" Schwankungen des normalen Tieres (bei diesem eine häufigere Erscheinung als beim enthirnten) scheinen mir die abgebildete Kurve nicht zu beeinträchtigen. Würden wir hier zwischen Operation und Versuch gewartet haben, so wäre die hier eben wahrnehmbare Verzögerung wohl noch deutlicher geworden, wie das Zahlenbeispiel zeigt. Aber darauf kommen wir später zurück.

Selbst wenn wir dergestalt nicht hätten zeigen können, daß enthirnte Cionen nicht schneller erschlaffen (hat sie nur der gleiche Reiz auch wirklich getroffen), so bewiese der Versuch doch nicht das geringste für Verminderung des Tonus; oder sagen wir desjenigen Vermögens, welches wir bei Evertebratenmuskeln Tonus zu nennen gezwungen sind.

Ich gebe zu, mit dem Begriff Tonus wird im allgemeinen recht willkürlich verfahren; das mag daher kommen, daß für verschiedene Muskelkategorien der relative Verkürzungszustand, der dauernd beibehalten wird, verschiedenen Gesetzen gehorcht.

Für Fröhlich, der keine Definition des Begriffes gibt, ist Tonus offenbar der Widerstand, den der gereizte Muskel seiner Wiederausdehnung entgegensetzt. Diese Definition dürfen wir jedoch bei niederen („reflexarmen") Tieren unter keiner Bedingung gelten lassen; und zwar aus folgenden Gründen: Es verfügen nämlich diese Tiere über eine Muskelfunktion, die so charakteristisch ist, daß es kaum einer Definition bedarf, sich über sie zu verständigen, und für die durch viele Autoren der Name „Tonus" längst vergeben war (v. Uexküll, Bethe usw.). Es ist dies der Widerstand, den der nicht gereizte Muskel einem Drucke leistet, der ihn auszudehnen

strebt. Ich habe andernorts versucht (l. c. II, S. 194ff.), eine genauere Charakterisierung dieser Funktion zu geben. Sie ist bei den in Frage stehenden Tieren eine überaus wichtige. Sie gibt dem skelettlosen Tiere die eigenartige Konsistenz, ersetzt gewissermaßen das Skelett. Dem sich stets anpassenden Tonus verdankt ferner das Tier die Regelung des Innendruckes. Zu all diesem ist ein Wechselspiel notwendig, bedingt durch Tonus einerseits, andererseits durch den Widerstand, den die Leibeshöhlenflüssigkeit eben unter Tonusdruck bietet (Schnecken). Bei Ciona scheint dieser Gegendruck wenigstens teilweise Leistung des Mantels zu sein. Der Tonus ist nun auch zu definieren als das Bestreben des ruhenden Muskels, einen bestimmten Verkürzungsgrad beizubehalten, trotz ausdehnender Kräfte; allerdings so, daß diese Kräfte den Verkürzungsgrad wiederum bedingen. D. h. aber, einem bestimmten Gegendruck entspricht bei bestimmtem Tonus ein bestimmter Verkürzungsgrad. „Es drückt sich (vgl. l. c. II, S. 196) der Tonus aus: a) bei bestimmter Belastung durch die Länge des Muskels, b) bei bestimmter Länge des Muskels durch das Maximalgewicht, welches an dieser Länge nichts ändert.“ Ich hätte schreiben sollen, das Gewicht schlechtweg, denn ein Muskel von bestimmtem Tonus und bestimmter Länge, unter einem Druck, der für beide Faktoren unzureichend ist, verkürzt sich, bis wieder vollständiges Gleichgewicht hergestellt ist, es gibt also nur ein (bestimmtes) „Maximalgewicht“ im obigen Sinne.

Überlastet man einen Muskel, so treten zwei Reaktionen ein: 1. Der Muskel paßt sich mit seinem Tonus der Last an, nach dem, was wir sahen. 2. Der Tonus selbst wird durch die Last verändert, nämlich vermindert. Nun können wir den Tonus in Wirklichkeit nicht messen, denn obige Gleichungen enthalten zwei Unbekannte: Tonus und relative Verkürzung. Letztere aber ist nicht feststellbar, da die absolute Länge des Tonusmuskels niemals meßbar ist. Allein wir können eine Reihe von Größen bestimmen, die dem Tonus proportional sind. Die Last, die getragen wird, ist schwer bestimmbar, da absolutes Gleichgewicht zwischen Tonus und Überlast nicht schnell eintritt. Dagegen ergeben sich unmittelbar die Reaktionsgeschwindigkeiten auf Entlastung und Belastung. Können wir diese Werte für zwei Muskeln unter gleichen, besser noch identischen Bedingungen (Länge und Last) feststellen, so erhalten wir zuverlässige Vergleichswerte für den Tonus in beiden. Das gilt jedoch wieder nur, solange beide Tiere über die gleichen Zentren verfügen, und nur etwa äußere Bedingungen, wie Temperatur usw.,

eben des Versuchs wegen, variiert sind. Vergleichen wir zwei Tiere, eins mit, eins ohne Ganglion, so erhalten wir als Vergleichsresultat nicht nur Differenzen im bestehenden Tonus, es zeigt sich auch der während des Versuches von dem Zentrum auf diesen Tonus ausgeübte Einfluß. Das aber sind andererseits gerade die beiden Werte, die unser Interesse beanspruchen, und wir werden uns ihnen sogleich zuwenden.

Mit diesen Werten hat dasjenige, was Fröhlich Tonus nennt, wenig genug gemein. Die Wiederausdehnung nach Reizung setzt sich aus zwei Komponenten zusammen: 1. dem tonischen Widerstand, der auch unter dieser Bedingung wirkt, was sich aus der charakteristischen Erschlaffungskurve gereizter Tonusmuskeln ergibt, wenn man sie mit der entsprechenden Kurve von Skelettmuskeln vergleicht; 2. dem Abklingen der Erregung, proportional der Erregung, also einem Faktor, der bedingt wird durch Reizintensität und -Dauer, Rezeptivität, Leitung usw. Da dies aber durchaus variable Größen sind, zumal wenn man normales und enthirntes Tier vergleicht, so sind die erzielten Werte dem Tonus gar nicht proportional. Das lehrt die Differenz der Versuche Fröhlich's und der meinigen.

Der obige Einwand besteht natürlich nur dann zu Recht, wenn folgender Beweis erbracht ist: Zwei Muskeln befinden sich, verglichen miteinander, in einem wesensverschiedenen Zustande, wenn der eine seines Tonus halber einen gewissen Verkürzungsgrad aufweist, der andere aber den gleichen Verkürzungsgrad einer Erregung verdankt. D. h. aber, Tonus und Erregung sind ganz heterogene Erscheinungen. Ich weiß nicht, ob an dieser Selbstverständlichkeit jemand zweifelt. Doch ist sie leicht genug zu beweisen. Bei der Schnecke unterliegt tonische Verkürzung dem Pedal-, Verkürzung auf Erregung hin dem Zerebralganglion; beide Phänomene sind unmittelbar unabhängig voneinander. Ferner: ein schon belasteter Muskel von Helix oder Ciona wird höher belastet; er dehnt sich hierdurch um eine gewisse Strecke in — sagen wir 3′ — aus. Wir reizen ihn, bis der Zeiger den Punkt angibt, der eben Ausgangspunkt war. Die Erschlaffung und Dehnung um die gleiche Strecke erfordert nun Sekunden. Damit dürfte die These bewiesen sein: Erschlaffungsgeschwindigkeit nach Reizung ist kein Indikator für den Tonus.

Daher wollen wir jetzt dazu übergehen, die angeschnittenen Fragen auf Grund der oben dargetanen Prinzipien zu prüfen.

Methodik: Teilweise kann ich bezüglich der Methodik auf

meine Arbeit an Helix verweisen (l. c. II). Zu erreichen ist, wie wir hörten, daß man den Muskel beliebig belasten und seine Reaktion auf diese Belastung nachweisen und verfolgen kann. Das Wie? dieses Registrierens ist im Grunde völlig gleichgültig, solange man jeweilig zwei Tiere, etwa das eine mit, das andere ohne Ganglion, vergleicht. Ich habe auch hier teilweise meinen loco citato verwandten Apparat benutzt. Man kann bei ihm in bequemer Weise zwei Tiere zugleich nebeneinander auf einer Glasplatte untersuchen. Sie stehen mit je einer Hebelgewichtwage in Verbindung, Instrumenten, von denen wir in dieser Mitteilung schon sprachen. Auf der den Wagen entgegengesetzten Seite der Tiere befinden sich zwei Kurbeln, über die der, mit dem Fleischhaken versehene Faden läuft. Durch diese Kurbel bringen wir die Tiere in beliebige Lage zur Wage. Ziehen wir sie an, so belasten, umgekehrt entlasten wir. Die einmal dergestalt fixierten Tiere arbeiten gegen die Wage, wie in der Norm gegen den Innen- und den Manteldruck, nämlich auxotonisch; sie belasten sich bei Verkürzung, entlasten sich bei Verlängerung. In gleichem, normalem Zustande belastet man die Tiere nun an den genau gleichen Wagen, in genau gleicher Weise, so daß die während der Spannung eintretenden nicht kontrollierbaren Veränderungen unter gleichen Bedingungen vor sich gehen, also für die Vergleichung keine Fehlerquelle bilden. Dann fixiert man die Wagen, enthirnt ein Tier, wartet 5 Minuten, bis die Erregung abgeklungen ist.[1]) Dann löst man die Wagenfixierung und liest von Zeit zu Zeit die Grammzahl zugleich für beide Tiere ab. So erhält man direkt vergleichbare Zahlenwerte. Spezielle Anordnungen sind an Ort und Stelle beschrieben.

Nun lag mir daran, nicht nur durch Zahlen, sondern unmittelbar graphisch die Werte festlegen zu können. Man kann einfach an Stelle der auxotonischen Wage, isotonische Hebel nehmen und diese schreiben lassen. Denn wenn auch die normalen Verhältnisse des Tieres auxotonisch genannt werden müssen, so braucht man sich an diese Anordnung, wie ich gefunden habe, bei Vergleichung nicht zu halten.

Allein ohne weiteres läßt sich das für Wirbeltiere eingerichtete Kymographion mit den üblichen Hebeln nicht für diese Evertebraten verwenden: Die durch viele der tonischen Reaktionen bedingten

[1]) Das ist nachweislich unter Belastung sehr viel früher geschehen. Daß die Erregung nicht den (z. T. auch anfänglich) höheren Tonus des enthirnten Tieres bedingt, geht schon daraus hervor, daß dieser Tonus immer höher wird, je länger wir warten.



Hebelausschläge sind zu groß, um sie durch diese Mittel registrieren zu können. Darum eben habe ich eine ganze Reihe von Versuchen mit auxotonischer Anordnung angestellt, wodurch vorab die durchlaufene Strecke verkleinert wird. Ferner sind bei der Langsamkeit der Bewegungen gar oft Zahlenwerte übersichtlicher, als lang ausgezogene Kurven, die man selbst bei langsamster Gangart der Trommel erhält, daher ich mich eben oftmals der Wagen bediente. Oder ich stellte hinter die (gebräuchlichen) Hebel, Maßstäbe, und las die Sehnen der beschriebenen Bögen ab; auch hierbei ergeben sich keine Fehler, als bei einer Vergleichung, bei der es nur auf die Aussage a > b oder umgekehrt, ankommt.[1]) Die auxotonischen Versuche graphisch zu registrieren, hatte ich keine Vorrichtung.

Abgesehen also von einigen Aufnahmen, die nach den üblichen Methoden gewonnen werden konnten, galt es, die Anordnung dem Objekte anzupassen, d. h. vor allem die Schreibfläche größer zu machen. Auf Rat von Herrn Dr. Burian konstruierte der Vorstand der mechanischen Abteilung der zoologischen Station, Herr Rothe, einen großen Rahmen, mit der Vorrichtung, eine Glastafel einzusetzen. Der Rahmen war — um in Eile den Apparat brauchen zu können — auf dem Schlitten eines Mikrotoms montiert. Gezogen wurde dieser Schlitten durch eine Schnur, die sich auf die Achse eines (elektrisch betriebenen) Straub'schen Kymographions aufwickelte. Die Zeit ist in Minuten angegeben. Es können je zwei Tiere untereinander auf Glasplatten angebracht werden. Die Schreibtafel wurde berußt, die Kurven später durchgepaust, da photographische Kopie, der Dicke des Glases wegen, nicht sehr schön wurde. Bei all diesen Verfahren war Herr Rothe mir in der liebenswürdigsten Weise behilflich, wofür ich ihm meinen besten Dank auch hier ausdrücken möchte.

Mit dem Dargetanen sind die Schwierigkeiten, die der Tonusversuch am Wirbellosen bietet, noch nicht erschöpft. Die Vergleichstiere müssen zu dem Schreibhebel in ein bestimmtes Verhältnis gebracht werden können, damit diese wichtigste aller Bedingungen für beide Objekte die nämliche sei. Das wurde durch eine fixierbare Stellvorrichtung erreicht, ähnlich wie durch die Kurbel meines Apparates. Der Grad der Spannung wurde mit dem Zentimetermaß festgestellt; zu gleicher Zeit war die Kommunikation zwischen Tier

[1]) Mit Vorliebe wandte ich diese Methode für die untersten Grenzen der Belastung an, bei der die Wage unsichere Resultate ergibt. Es handelte sich um orientierende Versuche, um hernach am Kymographion weniger Zeit zu verlieren. Ich teile einige Resultate mit.



und dem, in gewünschter Ausgangslage sich befindenden Hebel durch ein Gewicht unterbrochen, das den gespannten Faden auf die Glasplatte drückte. Der operative Eingriff geschieht (wie an meinem Apparat) erst nach Fixierung und Spannung. Dann entfernt man die Gewichte, bringt die Tafel in Gang und nimmt die gewünschte Kurve auf. Es empfiehlt sich, trotz der an einer Tafel selbstverständlichen „Tangentialschreibung", zum Hebel senkrecht stehende „Stirnschreiber" zu nehmen, da diese eine einigermaßen konstante und minimale Reibung zwischen Nadelspitze und Glas gewährleisten.

Ich will hier schon bemerken, daß all dies, was in primitiver Weise durch Zentimetermaß, Gewichte usw. geleistet wird, durch einen Apparat erreicht werden soll, über den ich später berichten werde.

Ich bin auch bezüglich des Tonus an der Hand der Erfahrungen vorgegangen, die ich bei Helix gewonnen hatte. Die Versuche wurden, um individuelle Unterschiede auszuschließen, jeweilig mindestens fünfmal ausgeführt, meist mit verschiedener Anordnung. Stets erhielt ich gleiche Resultate. Übrigens werden individuelle Unterschiede am besten durch sorgfältige Auswahl möglichst gleichgroßer Partner vermieden.

Ich begnüge mich in der Regel damit, je ein Protokoll der Zahlenablesung zu geben, und eine einzige Kurve zu reproduzieren.

Wenn man eine Schnecke ohne Ganglien an der Hebelgewichtwage „niedrig" belastet (je nach Zustand 3—6 g, ev. mehr), so zeigt sie, verglichen mit dem normalen Tiere, schon unmittelbar nach der Operation gesteigerten Tonus: Sie entlastet sich langsamer und trägt zuletzt auch mehr Gewicht, als das normale Tier. Und zwar ist dieser Zustand ein dauernder. Unter „Hochbelastung" verhält sich die Schnecke wie folgt. Vorab die gleiche Erscheinung wie bei niedriger Belastung: das normale Tier eilt in der Entlastung (Dehnung) dem ganglienlosen voraus, bis zu einem gewissen Punkte, um dann nur mehr ganz langsam an Tonus einzubüßen, so daß das ganglienlose Tier den Zeigerstand des normalen überholt.

A. Niedrige Belastung.

An der Wage ist für Ciona das Verhalten unter „niedriger" Belastung nicht immer leicht zu zeigen, da die Last, die der Muskel aus eigenem Tonus zu tragen vermag, gering ist. Von diesem Vermögen aber hängt die Grenze zwischen hoher und niedriger Be-

lastung ab. Ob dieser geringe Normaltonus der Ciona eine Eigentümlichkeit des Tieres ist, oder ob er bedingt wurde durch die relativ hohe Zimmertemperatur des Neapler Hochsommers (29° C), weiß ich nicht. Ich gebe, ihrer Übersichtlichkeit halber, zwei Protokolle, die an der Wage gewonnen wurden, die meisten Versuche wurden jedoch mit unbelasteten Schreibhebeln angestellt, deren Stand ich durch Kurve oder Maßstab feststellte.

Tabelle Va.

Zwei Cionen an der Hebelgewichtwage in beschriebener Weise mit je 7 g belastet.

Zeit	Zeigerstand des normalen Tieres	Zeigerstand des enthirnten Tieres
5^h 22′	7 g	7 g
23′	2 „	5 „
24′	0,9 „	3,9 „
	konstant	konstant

Tabelle Vb.

Gleiche Angaben wie Tabelle Va.

Zeit	Zeigerstand des normalen Tieres	Zeigerstand des enthirnten Tieres
5^h 55′	5 g	5 g
$55^1/_2$′	2 „	2,5 „
56′	1 „	2 „
	konstant	konstant

Kurve. Taf. II, Fig. 1 entspricht diesen Versuchen. Beide Tiere wurden in oben beschriebener Weise 1,5 cm gespannt. Nach der Operation wurde 5 Minuten lang gewartet. Hier, wie in allen analogen Figuren, ist das ganglienlose Tier zu oberst. Die Last wird dargestellt durch den Hebel mit dem relativ schweren Stirnschreiber. Sie beträgt in Ausgangslage 5 g, in der Horizontallage = 7,5 g. Über eine wirklich isotonische Vorrichtung verfügte ich nicht, bedurfte ihrer für meine Vergleichung aber auch nicht. Die punktierten Linien sind die Richtungslinien, erhalten durch das freie Spiel des Schreibhebels auf ruhender Tafel; ferner ist der Mittelpunkt dieses Kreisbogens durch ein punktiertes Kreuz, die Horizontale aber durch die Minutenschreibung angegeben. Das erste kleine, rein horizontale Stück der Kurve ist noch vor Lösung der Fixierung gewonnen und markiert die Ausgangslage, während das

Kreuz (fast stets am scharfen Knie) den Beginn des Versuches angibt.

Fig. 1 zeigt also einen Fall, bei dem, trotz der relativ hohen Belastung, ein Tier sich wie unter niedriger Belastung verhielt: Stets bleibt die enthirnte Ciona hinter der normalen in ihrer Dehnung zurück.

B. Hochbelastung.

Bei den Versuchen mit „Hochbelastung“ habe ich die nämliche Anordnung benutzt, wie bei niedriger Belastung. Bei Tieren, die von vorn herein weniger Tonus aufweisen, genügt sogar die gleiche Belastung wie im Falle von Fig. 1.[1]) Wir sehen in Figg. 2 und 3 sehr deutlich, wie das normale Tier (unten) sich vorab schnell ausdehnt; dann hemmt es seine Dehnung bald plötzlicher (Fig. 2), bald allmählicher (Fig. 3). Im Gegensatz dazu dehnt sich die ganglienlose Ciona vorab viel weniger schnell, aber sie dehnt sich konstant aus, und überholt zuletzt die Kurve der normalen.

Dasselbe Resultat können wir durch Zahlenablesung erhalten.

Tabelle VI.

Beide Cionen an „isotonischen“ Hebeln, deren Bewegungen durch Maßstäbe festgestellt werden, die je hinter einem Hebel als Sehne des durch den Hebel beschriebenen Bogens stehen. Gleiche Zentimeterzahl in beiden Fällen bedeutet gleiche Lage des Hebels und auf Grund unserer Anordnung gleiche rel. Länge der Tiere. Die Hebel tragen, außer dem Eigengewicht, 3 g am Rädchen.

Zeit	Zeigerstand der normalen Ciona	Zeigerstand der enthirnten Ciona
6h 12'	16,5 cm	16,5 cm
14'	15,5 „	16,1 „
16,	15,3 „	15,3 „
17'	15,1 „	13,9 „
19'	15,1 „	13,5 „
23'	14,5 „	11,7 „

[1]) Ich hatte nicht gehofft überhaupt eine Kurve von niedriger Belastung zu erhalten, da man hierzu meist ganz leichte Hebel verwenden muß mit Pergamentspitzen, die der Reibung wegen keine recht zuverlässigen Kurvenresultate geben. Der Zufall spielte mir das tonusreiche Exemplar in die Hände. Ich wiederhole, das veranschaulichte Verhalten ist bei dieser Belastung und Temperatur Ausnahme.

C. Der Tonus von Tieren, welche die Operation längere Zeit überstanden haben.

Wie bei Aplysia, so nimmt auch bei Ciona der Tonus mit der Zeit nach der Operation zu. Einer Aplysia sieht und fühlt man das an, denn die Muskulatur umgibt einen abgeschlossenen Raum, so daß bei eintretender Verkürzung, das Tier nicht nur kleiner, sondern vor allem hart wird. Anders Ciona, da hier die Leibeshöhle gegen den Kiemendarm ganz zurücktritt; dieser aber ist offen: so werden die Tiere kleiner, der Zellulosemantel liegt „schlotterig“ an, man erhält den Eindruck, als seien die Tiere atrophisch, nicht aber im Zustande gesteigerten Tonus. Dieser Tonus läßt sich bei Ciona mit Bestimmtheit nur durch Messung nachweisen, Angaben ausschließlich auf Grund des Augenscheines sind wertlos.

Tabelle VII.

Zwei Cionen an der Wage, die eine 4 Tage nach der Ganglienexstirpation.

Zeit	Zeigerstand der normalen Ciona	Zeigerst. d. ganglienlosen Ciona, 4 Tg. p. Op.
4h 44′	15 g	15 g
45′	4 „	12,8 „
49′	2,5 „	11,0 „
52′	2,1 „	10,1 „

Dieser Versuch wurde abgebrochen.

Daß aber dies Verhalten auch dauert, zeigt folgender Versuch unter gleichen Bedingungen.

Tabelle VIII.

Isotonische Anordnung, Maßstabablesung, 10 g am Hebel.

Zeit	Zeigerstand der normalen Ciona	Zeigerst. d. ganglienlosen Ciona, 4 Tg. p. Op.
2h 47′	16,5 cm	16,5 cm
48′	6,3 „	11,2 „
. . . . . .	. . . .	. . . .
3h 40′	3,0 „	7,5 „

Ganz ausnahmsweise und nicht allzulange nach der Operation. findet sich zuweilen ein Tier, welches sich ähnlich verhält, wie das frisch operierte unter „Hochbelastung“, doch immerhin so, daß (in dem einzigen mir bekannten Fall) der Überholungspunkt erst nach etwa 15 Minuten erreicht wird. Der geringere Stand im enthirnten Tiere war eben noch nachweisbar. Es hatte also auch hier der Tonus stark zugenommen.

Einen sehr typischen Fall der Art zeigt Taf. II, Fig. 4. Die obere Kurve lieferte eine Ciona, die vor 5 Tagen operiert worden war. Ich konnte keine größere Belastung nehmen, als eine solche von 9 g in der Ausgangslage = 13 g in der Horizontalen, es würde sonst für das normale Tier auch diese große Tafel nicht ausgereicht haben. So sehen wir denn den Zeiger der normalen Ciona unmittelbar rapid fallen (vom Kreuze an), während der Zeiger der enthirnten sich gar nicht rührt.

D. Entlastung belasteter Tiere.

Nicht nur auf den Tonusfall unter mannigfachen Agentien hat das Schneckenpedalganglion Einfluß, sondern auch auf die Zunahme des Tonus nach Entlastung. Es mildert ihn nach stattgehabter geringer — steigert ihn nach stattgehabter ausgiebiger Dehnung. Alles, verglichen mit den Mittelwerten des „Systems I. Ordnung“.

Bei Ciona wurden die Versuche wie folgt angestellt: Die Tiere wurden, wie oben dargetan, in eine bestimmte Lage zum Hebel gebracht (gespannt) und so fixiert. Bei Versuchen am ganglienlosen Tier wurde dann der Eingriff vorgenommen und wie üblich 5 Minuten lang gewartet. Dann wurde das fixierende Gewicht entfernt. Am (leichten) Hebel hing, das Tier zu belasten, ein Gewicht, welches ich, nachdem es eine bestimmte Zeit lang auf das Tier gewirkt hatte, vorsichtig entfernte. Die Kurve der nun eintretenden tonischen Kontraktion registrierte dann die Trommel des STRAUB'schen Kymographions.

1. Taf. III, Fig. 5 stellt nebeneinander das ganze typische Verhalten dar, wie wir es für Helix kennen lernten: Eine normale Ciona wird eingestellt, und um 1,5 cm gespannt. Der Hebel trägt 10 g. Man sieht, wie sich der Muskel dehnt, der Zeiger fällt unter die Trommel und muß verschiedentlich unter Abrücken des Tieres gehoben werden; zwei Minuten lang wird belastet. Am Punkte E werden die 10 g entfernt. Vorab schnellt der Zeiger etwas in die Höhe, dann aber sehen wir die Verkürzung langsam zunehmen.

Nach erreichtem Maximum wird, unter Abrücken des Tieres, der Zeiger gehoben, die 10 g wieder angehängt, ohne sonst etwas zu verändern. 2 Minuten lang wird belastet, dann abgehängt. Wieder zieht sich der Muskel tonisch zusammen (von E = Entlastung ab) und nun ist die Tonuszunahme eine viel beträchtlichere, auf Grund der stattgehabten viel ausgiebigeren faktischen Dehnung. — Das Tier wird entfernt und, unter genau gleichen Bedingungen, die Reaktionen einer frisch operierten (s. o.) Ciona registriert. (Die beiden nächsten Kurven von o. G. = ohne Ganglion an.)

Es dürfte auf den ersten Blick sichtbar sein, ,daß vorab das normale Tier weniger an Tonus zunimmt als das hirnlose. In Zahlen, an der Originalkurve gemessen, ergibt sich als Differenz zwischen Maximum und Minimum der Entlastungskurven, senkrecht über der Horizontalen, für die beiden ersten Kurven beider Tiere folgendes:

Der Erhebung des Normalen entspricht eine Senkrechte von 1,55 cm
„ „ „ Hirnlosen „ „ „ „ 1,75 „
Die Differenz der Senkrechten ist daher 2 mm

Da es uns wieder nur darauf ankommt festzustellen, a > b oder umgekehrt, so genügt diese Verhältniszahl vollkommen, obwohl sie an sich als Projektion viel zu klein ist. Besonders hier, wo die Kurven am unteren Rande der Trommel, also tief unter dem Hebelmittelpunkt stehen, ist das Verhältnis zwischen Projektion und Kreisbogen gar groß: Wir sollten ja nicht die Kurve, sondern das Stück Kreisbogen messen, das der steigende Hebel auf der ruhenden Trommel beschreibt. Unsere gemessene Linie ist aber für diesen Bogen die Projektion auf die Vertikale, die verhältnismäßig soviel kleiner wird, je kleinere Sehnen die Projektionslinien werden. Das nebenbei; für unseren Zweck genügt die Messung. Bei Besprechung der übrigen Kurven werde ich stets von „Projektion der Erhebung" reden; ich hoffe der Leser wird mich verstehen.[1])

Hier also war die Projektion der Erhebung des enthirnten Tieres (um 2 mm) höher als diejenige des normalen.

Die 2. Kurve des Normalen ergibt als Proj. d. Erh. 3,9 cm
„ 2. Kurve „ Hirnlosen „ „ „ „ „ 3,1 cm
Die Proj. d. Erh. des Normalen ist also um 0,8 cm höher als die des Enthirnten.

---

[1]) Entsprechende Kurven stehen übrigens stets in annähernd gleicher Höhe.

Die Differenzen sind, wie die Kurven zeigen, nicht sehr groß dafür aber ist das Resultat durch seine Gegensätzlichkeit wohl charakterisiert und konstant.

Freilich hängt es (abgesehen von der Temperatur) vom anfänglichen Dehnungsgrade ab, ob es gelingt zuerst eine stärkere Erhebung des Hirnlosen zu erzielen. Hat man einmal genügend Erfahrung, wie hoch man Belastung und Spannung zu wählen hat, so gelingt der Versuch wohl stets. Im Winter mag es noch leichter sein, dies Ziel zu erreichen.

Taf. III, Fig. 6 zeigt noch schöner das Verhältnis der ersten Kurven. Hier hatte ich nur 1 cm gespannt und 5 g angehängt, daher denn auch die Differenz noch größer wird, als in Fig. 5 (Projektionsdifferenz = 1,7 cm).

Taf. III Fig. 7 u. 8 reproduzieren die ersten in dieser Weise angestellten Versuche. Es war je 2 cm gespannt, und mit 15 g belastet worden. Die zweite Kurve erhielt ich jeweilig durch neues Spannen um 2 cm, und Belastung mit 20 g. Fig. 7 entspricht einem normalen, Fig. 8 einem enthirnten Tiere. Die dritte Kurve von Fig. 8 wurde ohne neuerdings zu spannen, durch Belastung mit 20 g erhalten.

Als Projektionsdifferenzen ergeben sich

Für die beiden ersten Kurven von Fig. 7 und 8 : 0,95 cm

Für die beiden zweiten Kurven von Fig. 7 und 8 : 0,72 cm

stets zugunsten des normalen Tieres.

Durch die enorme Belastung und Spannung hatten wir hier unmittelbar die Grenze überschritten, unterhalb welcher das enthirnte Tier am stärksten reagiert.

Taf. III, Fig. 9 ist das Resultat einer derjenigen Versuche, die beweisen, daß wir die spätere Überlegenheit des normalen Tieres nicht etwa individuellen Zufälligkeiten zuzuschreiben haben: Nach dreimaliger Belastung, die stets höhere Reaktion bedingt, entfernen wir am nämlichen Tiere das Ganglion und erzielen nun verminderten Tonusanstieg.

Normales Tier 1,5 cm gespannt, und mit 15 g belastet; zweite Kurve 2 cm gespannt und mit 20 g belastet, von da an ohne Spannung, je mit 20 g belastet. Die letzte Kurve (o. G.) ohne Ganglion. Die Projektionen der Erhebung der 4 Kurven hintereinander sind 4,4 [1]) — 6,15 — 6,9 — ohne Ganglion: 5,35 cm.

[1]) Unter gleichen Bedingungen ergab ein anderes enthirntes Tier 4,8 cm. Wir befinden uns also wohl noch unter der Grenze höherer Reaktion des Normalen, wenigstens soweit dieses Tier in Betracht kommt. Reproduktion dieser, wie der übrigen nur bestätigenden Kurven dürfte überflüssig sein.

E. Vergiftung des Ganglions und deren Wirkung auf den Tonus.

Ich habe bei Aplysia und Helix gezeigt, daß schwache Kokainisierung des Pedalganglions den Tonus mindert. Lähmen wir jedoch dieses Zentrum durch das Alkaloid, so erhalten wir das Bild des ganglienlosen Tieres.

Das nämliche Verhalten zeigt Ciona. Dieser Eingriff muß natürlich bei niedrigster Belastung, besser vor jeder Belastung ausgeführt werden, da nach eingetretener Dehnung, wie wir wissen. jede Schädigung und Entfernung des Ganglions, an sich Tonusfall bedingt. Dann nämlich dankt das Tier seinen höheren Tonus dem Zentrum, und muß beide zusammen einbüßen. Wir müssen das Ganglion also in einem Zustande beeinflussen in dem es normalerweise den Tonus mindert, also ehe Dehnung stattgefunden hat, wenn wir nicht etwas Selbstverständliches beweisen wollen.

Zwei Tiere stehen mit je einem „leichtesten" Hebel in Verbindung. Deren Bewegungen werden in bekannter Weise an Maßstäben abgelesen. Beiden Tieren ist durch einen Rasiermesserschnitt unmittelbar vor dem Ganglion, dieses freigelegt; aber nur bei einem wird es mit Kokain (von 2 % in Seewasser) bepinselt. Zeit und Zeigerfall werden in gewohnter Weise abgelesen. Am Schluß des Versuches überzeugen wir uns, ob das Ganglion noch direkt reizbar, also nicht gelähmt ist.

Tabelle IX.

Belastungsversuch bei einer normalen und einer solchen Ciona, deren Ganglion mit Kokain von 2% bepinselt ist. Nach dem Eingriff wird 1′ gewartet. Isoton. unbelasteter Hebel, Ablesung in cm.

Zeit	Zeigerstand des normalen Tieres	Zeigerstand des kokainisierten Tieres
7h 1′	16,5 cm	16,5 cm
— 2′	16,4 „	15,0 „
Es wird an beide Hebel je 1 g angehängt		
7h 4′	16,4 cm	14,8 cm
— 5′	16,1 „	13,5 „
....	....	....
— 8′	15,4 „	12,2 „
....	....	....
— 13′	15,0 „	11,2 „ Ganglion reizbar

Auch dieser Versuch ist öfters wiederholt worden mit stets gleichem Resultat. Hatten wir jedoch das Ganglion bis zur Reaktionslosigkeit vergiftet, so erzielten wir mit 1 g Belastung des Hebels, beim Vergifteten noch gar keinen Zeigerfall.

Diese Verhältnisse erklären die in Kapitel II c festgestellte Zunahme der (reflektorischen) Reizbarkeit nach Kokainisierung des Ganglions: Verminderter Tonus bedingt stets (wie bei den anderen diesbezüglich untersuchten Tieren) gesteigerte Erregbarkeit und umgekehrt. Daß es sich wirklich nicht um spezifische Ganglienwirkung auf die Erregbarkeit handelt, geht daraus hervor, daß Kokainisierung der Peripherie die Reizbarkeit noch wesentlich mehr in die Höhe gehen läßt.

Tabelle X.

Normales Tier an der auxotonischen Wage durch Einzelschläge „reflektorisch“ gereizt.

Einstellung	nach Stromschluß
2,5 g	2,9 g
Der Hautmuskelschlauch wird mit Kokain bepinselt.	
2,5 g	3,9 g
2,2 „	3,4 „

Die erhöhte Reizbarkeit dokumentiert sich unmittelbar vor dem Tonusfall.

Synthese. [1]

Wir gingen von den, an Medusen und Schnecken gewonnenen allgemeinen Gesichtspunkten aus, und fragten uns: „hat das Ganglion von Ciona eine, derjenigen des Zentralnervensystems der Schnecken analoge Funktion, und wie verhält sich jenes eine Ganglion zu diesen zweien?“

Wir sind nunmehr in der Lage diese Fragen zu beantworten: Ciona intestinalis ist ein durchaus nach dem Typus der „reflexarmen“ Tiere gebautes Geschöpf. Einige wenige (individuelle) Reflexe sind anatomisch an das Zentrum gebunden; vor allem an eine bestimmte Verknüpfung der Bahnen im Zentrum. Allen übrigen Reaktionen kommt Ubiquität zu; wählen sie auch in der Norm die langen Bahnen zum Wege, so laufen sie qualitativ doch in der gleichen Weise ab, wenn diese Bahnen ihnen abge-

[1]) Dieser Abschnitt schließt sich an die Einleitung unmittelbar an, und enthält die wichtigsten Resultate des experimentellen Teiles.

schnitten sind. Sie beanspruchen also, im Gegensatz zu den individuellen Reflexen, keinerlei anatomische Differenzierung ihres Weges. Denn über solche Differenzierung verfügen die, ihnen genügenden Nervennetze in keiner Weise.

Diese „generellen“ Reflexe unterscheiden sich nach Ganglienexstirpation freilich quantitativ von der Norm, d. h. sie haben eine höhere Schwelle. Doch das beweist nur, daß für die Nervennetze von Ciona, die nämlichen Gesetze gelten, wie für diejenigen anderer reflexarmer Tiere, sie leiten schlechter, als die „langen Bahnen“, sie leiten mit Dekrement.

So stellt denn der Hautmuskelschlauch von Ciona ein „System I. Ord.“ dar, vergleichbar einerseits der Meduse (wahrscheinlich wenigstens) andererseits dem Hautmuskelschlauche der Schnecken.

Zu diesem System I. Ord. tritt das Ganglion.[1]) Es übernimmt zwar die Leitung der Reflexe, ihnen den besseren Weg bietend, beeinflußt sie aber in keiner Weise unmittelbar. Denn als wir die Bahnen reizten, da war es gleichgültig, ob das Ganglion vorhanden war oder nicht: Stets erhielten wir gleiche Ausschläge bei gleicher Reizschwelle. Das Zerebralganglion der Schnecke hingegen hat einen durchaus entscheidenden Einfluß auf die Reizbarkeit in jedem Sinne: es beherrscht sie in der Norm durch „Hemmung“, es verhindert, daß bei steigender Temperatur die Muskelkontraktionen über die Normale hinausgehen.

Halbgelähmt macht sich sein hemmender Einfluß noch deutlicher geltend als gewöhnlich; lähmen (oder entfernen) wir es ganz oder erregen wir es durch Kochsalz, so erhalten wir Steigerung der Reizbarkeit.

All dies sind Funktionen, für die Ciona Analoga nicht aufzuweisen hat.

Das Ganglion von Ciona übt hingegen volle Herrschaft über den Tonus der Muskulatur aus. Wie bei der Schnecke, erzeugt (wohl auf reflektorischem Wege) das System I. Ord. dauernd kleine Tonusmengen, deren Überschuß von dem Pedalganglion dauernd annulliert wird, so daß der Zustand mehr oder minder konstant bleibt: Schon unmittelbar nach Enthirnung zeigt Ciona vermehrten Widerstand gegen Belastung (Taf. II, Fig. 1). Doch allmählich erst steigt der Tonus an, und ein auffallendes Übermaß läßt sich erst nach Tagen nachweisen (Taf. II, Fig. 4).

---

[1]) Die Rolle der anderen nervösen Elemente muß, abgesehen von dem in der „anatomischen Orientierung“ Gesagten, unerörtert bleiben.

Rauben wir aber der Muskulatur Tonus durch Überlastung („Hochbelastung"), so ändert sich an einem bestimmten Punkte das Verhältnis zwischen normalem und frisch operiertem Tiere. Letzteres gibt dem Übergewicht langsam aber konstant nach; die normale Ciona, deren erste Dehnungsphase wesentlich schneller war, als diejenige der Enthirnten, inhibiert plötzlich diese Bewegung und läßt sich vom operierten Ciona überholen (Taf. II Figg. 2 und 3).

Von einem gewissen Dehnungsgrade an, speist also das Ganglion die Muskulatur mit Tonus (bildlich gesprochen), so daß das normale Tier dem enthirnten gegenüber im Vorteile ist.

Gleiches Verhalten fanden wir, wenn wir belastete Tiere, nach stattgehabter Dehnung (Tonuseinbuße) entlasteten. Stets tritt Tonuszunahme ein. Diese Tonuszunahme wird, war die initiale Dehnung gering, vom Ganglion reduziert (verglichen mit dem Enthirnten). War hingegen die Dehnung eine ergiebige, so treibt das Ganglion die Tonuszunahme noch über denjenigen Wert hinaus, dessen das System I. Ord. allein fähig ist.

Kurz das Cionenganglion ist in jeder Beziehung funktionell dem Pedalganglion der Schnecke analogisierbar.

So haben wir auch das Recht, die gleiche hypothetische Deutung auf Grund der gleichen Stützen wie bei den Schnecken, auf das Verhältnis zwischen Ganglion und Peripherie (System I. Ord.) bei Ciona, zu übertragen.

Dieses Verhältnis läßt sich auffassen als ein Bestreben nach Gleichgewicht (Ausgleich) im „aktiven Zustande" von Zentrum und Peripherie: In der Peripherie dokumentiert sich der aktive Zustand, den wir jetzt betrachten, als Muskeltonus, der nämlich dem aktiven Zustande der nervösen Elemente proportional ist: Ist dieser in der Peripherie höher, so vermindert ihn das Ganglion, ist er geringer, so steigert ihn das Ganglion. Vermindern wir den Muskeltonus (und dadurch den aktiven Zustand der Peripherie) unter die Grenze des Gleichgewichtes, so erhalten wir Tonusspeisung durch das Ganglion. Vermindern wir den aktiven Zustand im Ganglion, so vermindern wir ihn auch in der Peripherie (und umgekehrt). All das sind ja nur Umschreibungen der mitgeteilten Tatsachen. Das Bestreben nach Gleichgewicht erklärt unsere Belastungs- und Entlastungsversuche, es erklärt das seltsame Verhalten, daß ein halbgelähmtes Zentrum

seiner Funktion, Tonus zu hemmen, besser nachkommt, als ein normales. Es erklärt, warum diese Erscheinung in ihr Gegenteil umspringt, wenn wir das Ganglion durch den gleichen Eingriff (Kokain) total lähmen. Rechnen wir dazu die Tatsache, daß durch Reizung des Ganglions oder der Bahnen stets nur Kontraktion zu erzielen ist, wie der Hebel am Kymographion unzweideutig lehrt,[1] so scheint mir unsere an Schnecken gewonnene Hypothese auch für Ciona nicht ohne Stütze zu sein. Der aktive Zustand innerhalb des tonischen Systems (dem der Muskeltonus stets proportional ist) ist eine, uns im Wesen unbekannte, Energieform, die dem universellen Gesetz vom Energieausgleiche folgt (vgl. v. Uexküll's Hypothesen). Genug hiervon. Ich mache ausdrücklich darauf aufmerksam, daß hier nur ein Teil der Argumente zugunsten dieser Auffassung angeführt ist. Ich muß jeden, der zu den dargetanen Ansichten — wie es sehr wünschenswert wäre — Stellung nehmen will, bitten, meine beiden an Helix ausgeführten Untersuchungen (l. c. II und III) einzusehen und die Argumente in vollem Umfange zu berücksichtigen. Vor allem sei auf die „Halbtierversuche" aufmerksam gemacht, die wir natürlich bei Ciona nicht haben nachahmen können.

Von Interesse ist es, daß wir hier einen komplizierten Tonusapparat haben bei einem Tiere, welches keinerlei statisches Organ besitzt. Mögen die Statozysten anderer Tiere den Tonus beeinflussen, die Tonusfunktion als solche untersteht ihnen nicht. Ihr Einfluß dürfte nur „Methode" sein, dem Tiere das Gleichgewicht garantieren zu können.

Ökonomische Betrachtung.

Ciona ist eine Schnecke ohne Cerebralganglion. Ich bitte diesen drastischen Ausdruck nicht falsch zu verstehen: Daß das Cionenganglion in jeder Beziehung dem Pedalganglion

[1]) Auch wenn wir das „halbgelähmte" Ganglion reizen, erhalten wir nur Kontraktion. Die, der obigen gegnerischen, Hypothese, es sei die Hemmung durch zentrifugale Hemmungsnerven bedingt, scheint mir durch diese Tatsache ganz besonders erschüttert zu werden. Denn nach dieser Hypothese ist der ganze Kokainversuch nur so zu erklären, daß durch das Gift, das erregende System im Ganglion mehr beeinflußt wird, als das hemmende, oder daß jenes ganz ausschließlich beeinflußt wird. Dann müßte Reizung des Ganglions in diesem Zustande ganz gewiß Erschlaffung bedingen. Das Gegenteil ist der Fall.

der Schnecke funktionsgleich ist, dürfte nach Obigem außer Zweifel sein. Was aber tritt bei Ciona an Stelle der Bewegungsregulation (der Funktion des Schneckencerebrales)?

Vorab, eine Lokomotion wird nicht ausgeführt, daher es denn einer Regulation dieser wichtigsten Funktion gar nicht bedarf. Bleibt die Reflexerregbarkeit. Da ist freilich der Leitsatz dieses Abschnittes nicht so zu verstehen, als befände sich Ciona in dauerndem Zustande der Übererregbarkeit, gleich einer hirnlosen Schnecke.

Wir haben bei Helix usw. eine regulierte, bei Ciona eine unregulierte Funktion. Beobachten wir beide Tiere unter den für sie normalen Verhältnissen, so erzielen wir bei beiden eine Reaktion, die in beiden Fällen nicht gleich sein wird, die aber den ökonomischen Bedürfnissen der beiden Tiere jeweilig entspricht. Daher werden wir unter jenen normalen Verhältnissen die ökonomische Bedeutung des Regulators gar nicht feststellen können. Schaffen wir abnorme Bedingungen. Bringen wir beide Formen etwa in eine Temperatur von 40°, die für beide normalerweise nicht in Betracht kommt: Helix, solange sie intakt ist, reagiert durch normale Ausschläge — Ciona aber reagiert gar nicht. Bei der Schnecke ist das normale Verhalten dem Cerebralganglion zuzuschreiben, wie ich zeigte, bei Ciona das abnorme Verhalten offenbar dem Fehlen einer Regulation.

Was hat das zu bedeuten? Wir haben gesehen, daß das Optimum der Reaktion etwa bei der durchschnittlichen Meerestemperatur liegt, jedenfalls aber, daß im Sommer die Bedingungen der Schwelle stets erfüllt sind. Den Winter wollten wir aus dem Bereiche unserer Betrachtungen lassen, da wir für ihn keine Erfahrungen haben. Bei 22° etwa ist ein Maximum erreicht, darüber hinaus machen sich die ersten Anzeichen beginnender Wärmestarre geltend. (Über das Wesen dieser „Wärmestarre" präsumieren wir nichts.) Dieser Umstand deutet darauf hin, daß, besäße Ciona dieselbe Einstellung der Wärme gegenüber wie der Hautmuskelschlauch von Helix, jenseits von 22° eine übermäßige, schädliche Reaktion eintreten würde. Da tritt als Regulator die Wärmestarre auf, die hier eine verhältnismäßig besonders niedrige Temperatur heischt.[1]) Also ein äußeres physikalisches Agens, auf Grund einer ebenso starren, unveränderlichen inneren Einstellung, verhindert hier übertriebene Reaktionen in der

[1]) Verglichen mit höheren Tieren! Protozoen zeigen ebenfalls Wärmestarre bei rel. niederen Temperaturen z. B. 35° usw. Vgl. VERWORN, l. c. p. 418—419. — Vielleicht auf Grund der nämlichen Anpassung.

Wärme; eine Einstellung auf Grund genereller, d. i. phylogenetischer Anpassung. Bleibt die Temperatur in ihren natürlichen Grenzen, so wird hierdurch erreicht, was zu erreichen ist: genügende und nicht übertriebene Reaktion. Was also bei der Schnecke eine Vorrichtung leistet, die sich den äußeren Bedingungen, solange sie keine deletäre Wirkung haben, fügt, sich ihnen mit wunderbarer Exaktheit anpassend, das leistet hier ein starres Gefüge unabänderlicher Faktoren. Aber die Leistung ist auch danach: Vorab sind auch innerhalb normaler Temperaturen die Reaktionen einander nicht gleich. Ferner, mag im obigen Gedankengange manche Hypothese enthalten sein, Tatsache ist, daß bei etwa 40° Ciona nicht mehr reagiert, was ihr vielleicht unter gewissen Bedingungen die Existenzmöglichkeit würde rauben können.[1]) Ein typisches Beispiel für die (im Vergleich zur Schnecke) „niedrigere Organisation" im Sinne der Einleitung! Hier, bei Ciona, prästabilierte Harmonie zwischen Organismus und Temperatur; dort, bei Helix, automatische Regulation; Ciona ein festsitzendes, Helix ein freilebendes Tier.

Aber noch mehr ergibt sich aus diesen Untersuchungen: Die Bedeutung der Hemmungserscheinungen der reflexarmen Tiere. Die Notwendigkeit, der das Zentrum zu genügen hat, ist durchaus nicht, Übererregbarkeit der Peripherie zu mildern. Denn eine solche ist bei Ciona gar nicht vorhanden, also keine „Notwendigkeit". Aufgabe der Ganglien ist Regulation schlechtweg, daß sie dies in der Norm durch „Hemmung" tun, ist, wenn ich so sagen darf, nur eine Methode. Sie hemmen und steigern, je nach der Art, in der das Gleichgewicht verschoben ist. Es arbeiten diese Tiere für gewöhnlich mit einem Überschuß an Energie (Erregung und Tonus erzeugend). Dieser Überschuß wird in der Norm vernichtet, gelegentlich aber gebraucht, ja es vermag das Zentrum die maximale Leistung der Peripherie noch zu überbieten, wobei dahingestellt sein mag, woher die vom Zentrum gelieferte Relaisenergie [2]) kommt.[3])

Jetzt ist es wohl an der Zeit, auf unsere Unterscheidung „reflexarmer" und „reflexreicher" Tiere zurückzukommen. Für die Mannigfaltigkeit und Gliederung des Reflexlebens letzterer

[1]) Die echten Reflexe habe ich nicht in diesem Sinne untersucht.

[2]) Daß allen diesen im Nervensystem kreisenden Energien nur der Wert einer Relaisenergie (im Gegensatz zur Muskelenergie) zukommt, dürfte klar sein.

[3]) Hauptsinnesorgane, gespeicherter Überschuß, autochtone Erzeugung sind die Möglichkeiten.

Tiere tritt bei „Reflexarmen“ vornehmlich der undifferenzierte generelle Reflex. Mit der höheren phylogenetischen Entwicklung leistet das Tier dieser Kategorie Mannigfaltigeres, allein dies geschieht nicht dadurch, daß neue Reflexe hinzukommen, sondern der eine generelle Reflex unterliegt einer feineren Regulierung. Wir sind heute schon in der Lage, uns ein (z. T. hypothetisches) Bild davon zu machen, wie diese Regulation die immerhin beschränkte Mannigfaltigkeit der Lebensäußerungen z. B. einer Schnecke bedingt. So muß nach unseren Kenntnissen das Zerebralganglion, durch Reiz eines Hauptsinnesorganes in Erregung versetzt, regulatorisch (nicht reflektorisch) die Lokomotion in Gang setzen. Ja wir können dieses Bild noch weiter ausführen: Ist etwa bei dem lichtempfangenden Organ (durch Pigment) dafür gesorgt, daß das Licht mehr oder weniger nur dann wirkt, wenn es in der Richtung der Längsachse des Tieres einfällt, so wird das Tier (trifft es kein anderer Reiz) entweder gar nicht, oder dem Lichte zu kriechen. Dann nämlich nur, wenn das Licht sein Auge affiziert, wenn also das Tier derartig orientiert ist, daß seine Längsachse (seine Kriechrichtung) mit den reizenden Lichtstrahlen zusammenfällt (positive Phototaxis). Oder, wenn diffuses Licht schon die Bewegung auslöst, so wird das Tier nur im Schatten zur Ruhe kommen (negative Phototaxis). Man denke nur an die Kreisbewegungen gewisser einseitig geblendeter Formen! Dies ist trotz tatsächlicher Grundlagen eine vage Hypothese, und soll es sein, bis wir Gelegenheit haben, diese Verhältnisse an einem Objekte zu studieren; hierbei dürfen natürlich an Stelle des Lichtes andere Agentien (Nahrung usw.) und an Stelle der Augen andere Rezeptoren treten. Es soll übrigens durchaus nicht gesagt sein, daß Helix so reagiert.[1]) Das tut hier nichts zur Sache: Nach Obigem und manchem Anderen, das hier nicht ausgesponnen werden soll (vgl. meine Helixarbeit l. c. III), verfügen wir über einen — sagen wir provisorischen Einblick in das Getriebe animalischer Lebensäußerungen reflexarmer Tiere. Wo aber sind die Übergänge zu den reflexreichen? Gibt es reflexarme Tiere mit größerer Mannigfaltigkeit der Äußerungen? Das scheinen Fragen von allergrößter Wichtigkeit zu sein, denn noch können wir keine Brücke zwischen beiden Einrichtungen schlagen, noch trägt das Studium der einen nichts oder doch wenig zum Verständnis der anderen bei! Das geeignete Objekt zu diesen Unter-

[1]) Nach G. Bohn's zahlreichen Arbeiten wäre Littorina ein geeignetes Objekt.

suchungen schienen Cephalopoden zu sein. Sie sind Tierkreisgenossen der Mollusken und weisen andererseits einen großen Reichtum an mannigfaltigen Lebensäußerungen auf.

Oktopoden.

Ich habe dementsprechend orientierende Versuche gemacht, bei denen mich Herr Kollege Bubian in liebenswürdigster Weise unterstützte, mir seine reiche, an diesen Tieren gewonnene Erfahrung zur Verfügung stellend. Ich gebe die Resultate wieder, jedoch ganz kurz und ohne die Literatur vollständig zu zitieren: Ein für diese Tiere positiv verwertbares Ergebnis habe ich nicht erzielt, es können vielmehr die folgenden Zeilen nur zur Abgrenzung beider von uns aufgestellter Gruppen dienen.

Die Oktopoden[1]) haben keine „Tonusmuskulatur". Ihre Muskeln besitzen einen Erschlaffungsnullpunkt und eine echte Maximalzuckung,[2]) gleich Wirbeltiermuskeln. So war es von vornherein nur möglich, die Erregbarkeit zu studieren, und zwar — nach meinem Vorsatze — in der Art wie bei Helix und Ciona.

Die eigentliche Versuchsanordnung hingegen ist gleich der bei Wirbeltiermuskeln verwandten: Das Cerebrostellarkonnektiv (Mantelnerv) wurde frei präpariert, so gut wie die vom Stellarganglion ausgehenden Nerven. Jeweilig unter eine dieser Nervenkategorien kam ein Elektrodenpaar zu liegen, gegebenenfalls auch deren mehrere Vor und nach Exstirpation des in Frage stehenden Ganglions wurde gereizt und Ausschlagshöhe, wie Schwelle bestimmt. Die Objekte waren Eledone moscata und Octopus vulgaris. Ein ausgeschnittenes Stück oder ein möglichst intaktes Tier in der feuchten Kammer, wie üblich, eingespannt und mit 10—25 g belastet, wurden beobachtet.

Ein gekürztes Protokoll mag genügen:

Octopus vulgaris. Nach Möglichkeit intakt, Belastung 15 g. Elektrode unter dem Stellarnervenbündel. Wechselströme.

Erregbarkeitsschwelle R. A. = 130.

Aufnahme der Zuckungshöhe am Kymographion mit drei verschiedenen Rollenabständen.

---

[1]) Eingehende Studien über die Physiologie des Nervensystems dieser Tiere hat bekanntlich v. Uexküll mitgeteilt, auf die ich nur deswegen nicht näher eingehe, weil meine kurzen Untersuchungen sich mit den seinigen nicht berühren.

[2]) Nach Marceau sind sie mit einer histologischen Einrichtung versehen, die sie funktionell den Skelettmuskeln an die Seite stellt.

Erregbarkeitsschwelle R. A. = 126.

Erneute Aufnahme der Zuckungshöhe, gleiche Abstände.

Exstirpation des „Gehirns“.

Erregbarkeitsschwelle R. A. = 126.

Aufnahme der Zuckungshöhen wie oben: Genau gleiche Höhen bei gleichen Rollenabständen.[1])

Exstirpation des G. stellatum.

Erregbarkeitsschwelle R. A. = 130.

Aufnahme der Zuckungshöhe wie oben: Genau gleiche Höhe bei gleichen Rollenabständen wie in allen vorhergehenden Aufnahmen.

Dieser Versuch wurde im ganzen an vier Objekten mit stets gleichem Erfolg ausgeführt. Ob mit ob ohne Gehirn oder Stellarganglion: Reizschwelle und Zuckungshöhe bleiben sich unter gleichen sonstigen Bedingungen immer gleich.

So zeigen die Versuche, daß die Ganglien der Oktopoden eine regulatorische Funktion gar nicht besitzen, die derjenigen vergleichbar ist, die wir an Ciona und den Schnecken kennen gelernt haben. Die Oktopoden aber mit dieser Anordnung untersuchen zu wollen, hieße den Versuch zu machen, die Leistungen einer Dampfmaschine mit elektrischen Meßinstrumenten festzustellen.

In der Tat wissen wir über das Reflexleben dieser Tiere schon manches, das sich mit unserer Kenntnis an Wirbeltieren besser in Einklang bringen läßt als mit denjenigen an Schnecken.[2]) Eine Vergleichung beider Einrichtungen muß ich mir nach Scheitern dieses Vermittlungsversuches für später vorbehalten. Es wird sich dann — vor wie nach — darum handeln, einen Übergang zwischen „reflexarmen“ und „reflexreichen“ Tieren aufzusuchen. Vielleicht sind Annelliden und Krustazeen die hierfür wichtigsten Gruppen. Die Fachgenossen würden mich zu Dank verpflichten, wollten sie es mir überlassen, die von mir in dieser Form inaugurierte Untersuchungsweise auf jene Tiere zu übertragen, wenn die Fortsetzung meiner diesbezüglich begonnenen Untersuchungen auch erst nach längerer Zeit wird erfolgen können.

So haben wir denn eine eigenartige Evolutionsreihe: Medusen

---

[1]) Die Kurven abzubilden oder auch nur ihre Höhe in Zahlen anzugeben, halte ich für unnötig.

[2]) v. UEXKÜLL, BAGLIONI (Lokalisationen).

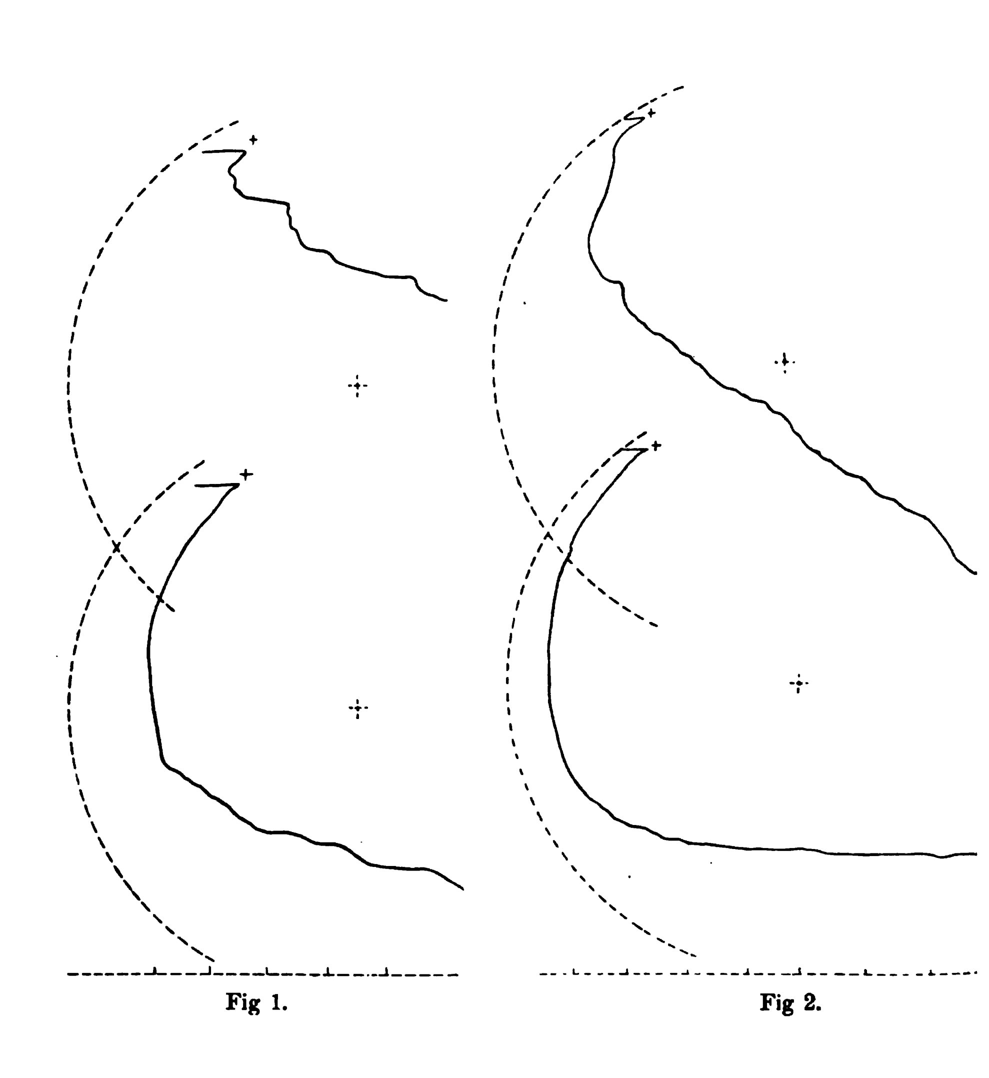


Fig 1.

Fig 2.

Jordan, Über reflexarme Tiere.

Verlag v

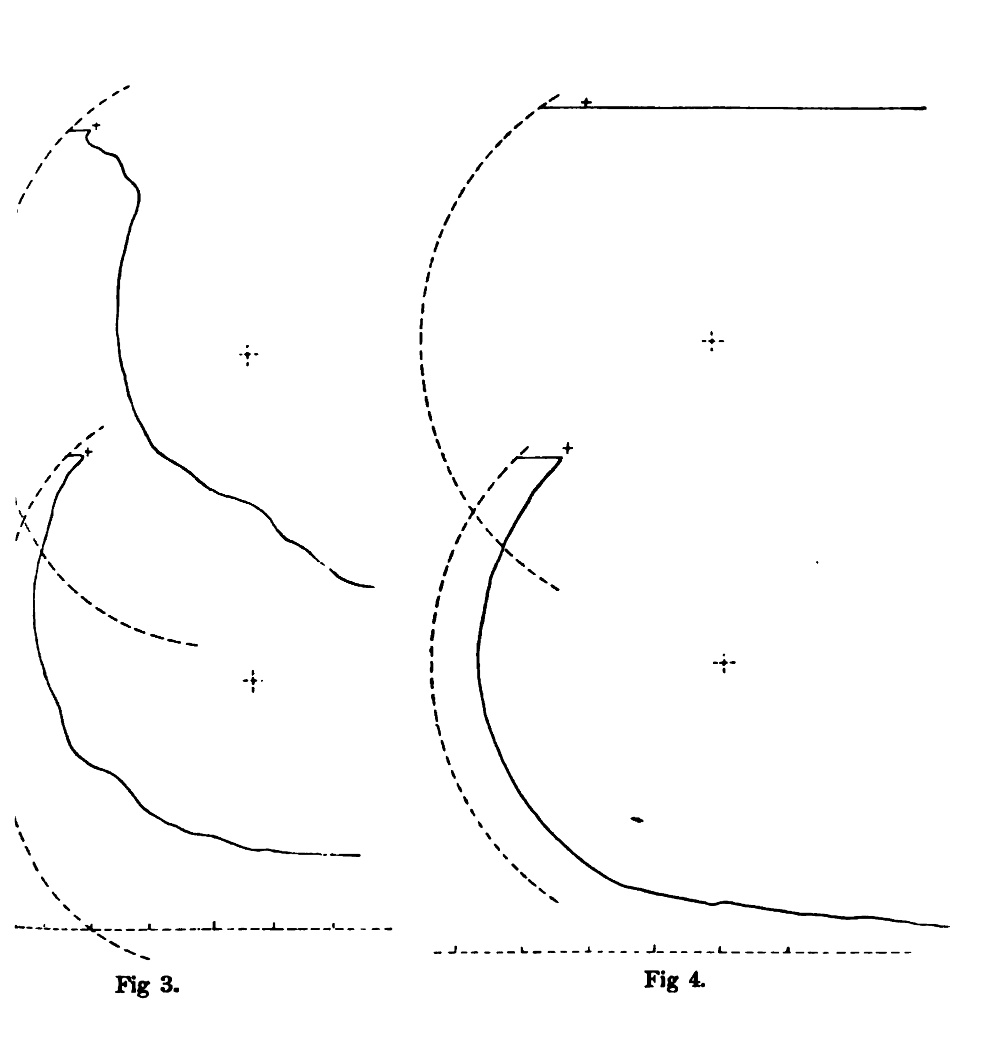


Fig 3. **Fig 4.**

r in Jena.

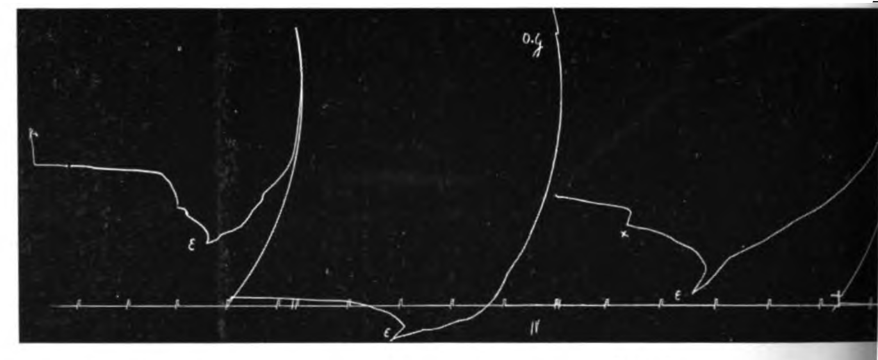


Fig. 5.

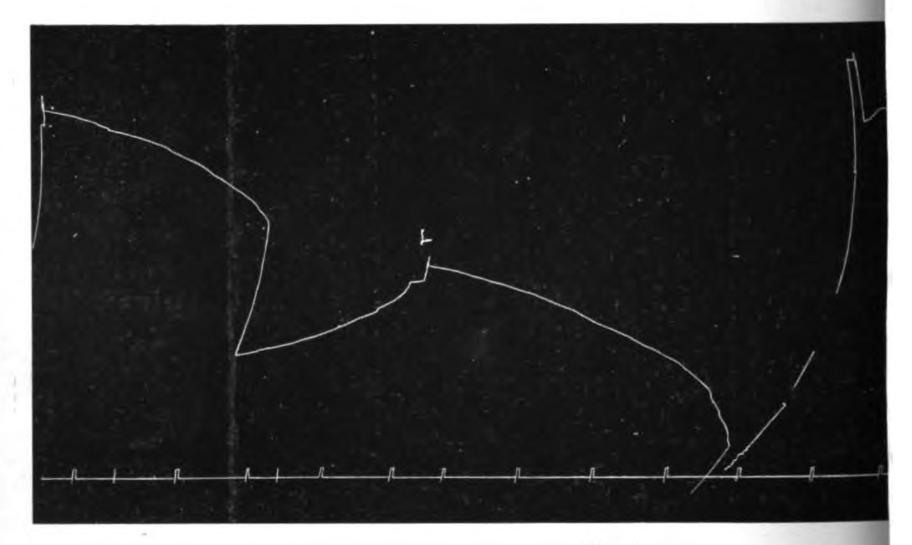


Fig. 7.

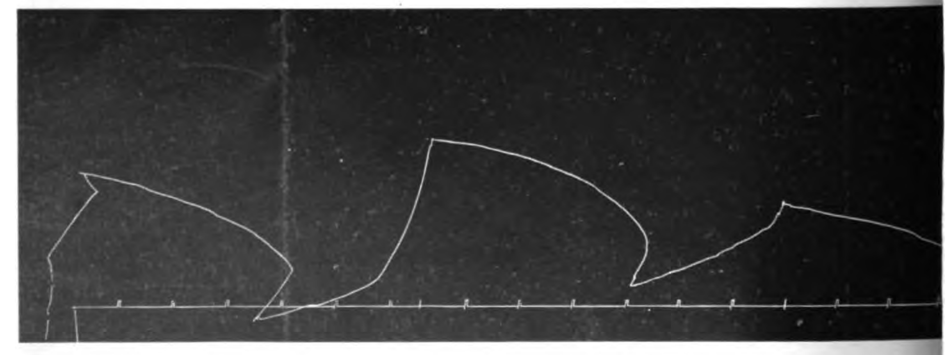


Fig. 8.

Jordan, Über reflexarme Tiere.

:iona, das
;en zeigt,
chnecken.
er stehen
gibt auch

lich eines
t war mir
a Arbeits-
ement des
der zoolo-
von den
and Herrn
:!

, unten die
rten Bögen
hnet (Rich-
unkt dieser

stung; o. G.

n) nebenein-

elastung.
n normalen,

(hoher) Be-

nach links


ε





hinodermen, dann ein „degeneriertes Wirbeltier“, Ciona, das etwa degenerativ veränderte Wirbeltiereinrichtungen zeigt, n ein echtester Evertebrat ist; dann kommen die Schnecken. Kreisgenossen, die Oktopoden (Cephalopoden), aber stehen on ihnen entfernt, sind sozusagen Wirbeltiere. Es gibt auch Phylogenie Herab- und Emporkömmlinge.

rstehende Untersuchung wurde ausgeführt gelegentlich eines haltes in Neapel, Sommer 1906. Dieser Aufenthalt war mir icht worden durch Gewährung des eidgenössischen Arbeits- und einer Subvention vom eidgenössischen Departement des In Neapel wurde ich, außer von der Verwaltung der zoolo- Station, in liebenswürdigster Weise unterstützt von den Cav. Dr. Lo Bianco, Dr. Burian, Dr. Baglioni und Herrn Allen diesen Herren meinen aufrichtigsten Dank!

Tafelerklärung.

Tafel II.

g. 1—4. Belastungsversuche. Oben die hirnlose, unten die Ciona. Beginn des Versuchs am Kreuz. Die punktierten Bögen ch den freischwingenden Hebel auf ruhender Tafel gezeichnet (Rich- ie). Das punktierte Kreuz ist der jeweilige Mittelpunkt dieser gen. Unten Zeitmarke in Minuten.

g. 1. Niedrige Belastung.

g. 2 und 3. Hochbelastung.

g. 4. Das obere Tier 5 Tage post operat.

Tafel III.

g. 5—9. Entlastungsversuche. Bei E = Entlastung; o. G. e Ganglion.

g. 5. Normales und ganglienloses Tier (je zwei Kurven) nebenein- Jeweilig erst niedrige, dann hohe Belastung.

g. 6. a) normales, b) hirnloses Tier nach niedriger Belastung.

g. 7 und 8. Beispiele für hohe Belastung, Fig. 7 am normalen, am enthirnten Tiere.

g. 9. Ganglienexstirpation (o. G.) nach wiederholter (hoher) Be-

gg. 1—4 von links nach rechts, Figg. 5—9 von rechts nach links n. Alles übrige ist im Text einzusehen.

Ricerche di elettrofisiologia secondo i criteri dell' elettrochimica.

IV. Effetto dei narcotici sulla permeabilità della pelle di rana e sulle forze elettromotrici che da essa si sviluppano.

Di **G. Galeotti.**

Istituto di Patologia Generale della R. Università di Napoli.

(Der Redaktion zugegangen am 6. November 1906.)

E' noto per le ricerche di Biedermann, di Engelmann e di altri che le F. E. che si sviluppano sulla pelle di rana, in contatto con soluzioni di certi elettroliti, si annullano quando la pelle stessa venga per qualche minuto esposta ai vapori di etere e di cloroformio.

Baglioni [1]) che più recentemente si é occupato di questo argomento e che ha fatto in proposito ricerche quantitative, ha ottenuto i seguenti valori per la F. E. della pelle di rana immersa in soluzione di NaCl n/7.

Pelle di rana normale, Millivolts 16, 26, 36.
La stessa esposta a vapori di etere, Millivolts 9, poi 8,9 poi 8,5.

Pelle di rana normale, Millivolts 26.
La stessa esposta a vapori di etere, Millivolts 9, poi 6,3 poi 8,7.

Pelle di rana normale, Millivolts 12.
La stessa esposta a vapori di cloroformio, Millivolts 5, poi 0.

Pelle di rana normale, Millivolts 13 e poi 16.
La stessa esposta a vapori di cloroformio, Millivolts 5.

Pelle di rana normale, Millivolts 36.
La stessa tenuta in un ambiente di CO^2, Millivolts 20, poi 22, poi 7,4.

Da questi resultati il Baglioni conclude, che i narcotici ab-

[1]) Baglioni, Influenza dei narcotici sui fenomeni elettrici della pelle di rana. Archivio di Fisiologia. Vol. IV, fa. I, 1906.

bassano costantemente i valori della F. E. della pelle di rana: tale diminuzione é evidente subito dopo aver fatto agire i narcotici. Se in seguito la pelle viene esposta all' aria libera per un certo tempo, allora si rialza la F. E. e, solo nel caso in cui il narcotico abbia agito a lungo e profondamente, essa scompare per sempre.

Nelle richerche precedentemente pubblicate ho espresso la ipotesi che queste F. E. della pelle di rana dipendano dalla sua impermeabilità di fronte a certe specie di ioni, impermeabilità che si mantiene solo finché la pelle é vivente e integra, quindi era da aspettarsi che tutte le cause che diminuiscono ed abbassano la vitalitá del tessuto valgano anche a diminuirne le F. E.

Con gli esperimenti che seguono io ho cercato, se veramente esista una stretta relazione tra F. E. e permeabilità della pelle di rana, anche per il caso dei narcotici. Ho voluto cioé, parallelamente alle misurazioni del potenziale elettrico, eseguite dal Baglioni e sopra riferite, fare anche semplici determinazioni della permeabilità della pelle di rana per il NaCl.

Il metodo di ricerca é stato assai semplice. Ho tenuto in contatto con la pelle della rana, narcotizzata o no, da una parte una soluzione di NaCl e dall' altra una quantità determinata di acqua distillata. Dopo un certo tempo determinavo la conduttività elettrica dell' acqua rimasta in contatto con la pelle, e dal valore ottenuto calcolavo la concentrazione e quindi anche la quantità di NaCl che, per diffusione, era passato attraverso la pelle di rana.

Il calcolo della concentrazione dalla conduttività é stato fatto con un semplice metodo di interpolazione, prendendo per base le cifre delle tabelle del Kohlrausch.

Esperimento 1.

Tolgo la pelle delle gambe di una grossa rana, lasciando in sito i piedi, che separo dalle gambe in corrispondenza della articolazione. Ottengo cosi due sacchetti di pelle, e all' orlo di ciascuno di essi adatto un pezzo di tubo di vetro. Uno di questi sacchetti di pelle viene esposto per 10 minuti ai vapori di etere sotto una campana. Ambedue poi vengono riempiti con soluzione $\frac{n}{7}$ di NaCl ed immersi ciascuno in un bicchierino alto e sottile contenente 20 c. c. di acqua distillata, facendo attenzione che il livello del liquido interno fosse eguale a quello del liquido esterno.

Dopo 6 ore determino la conduttività elettrica dell' acqua.

La temperatura dell' ambiente é 22°.

Esperimento 2.

Eseguito nello stesso modo. La pelle é stata esposta ai vapori di cloroformio per 10 minuti.

Nella tabella seguente sono esposti i resultati di questi due esperimenti.

	Conduttività elettrica specifica dell' acqua in cui é rimasta immersa la pelle di rana	Concentrazione del NaCl calcolata dalla conduttività elettrica. Gr.-eq. per litro	Quantità di NaCl che é passato attraverso la pelle della rana. Milligrammi
Pelle della gamba di una rana normale	$3,55 \times 10^{-4}$	0,00346	4,05
Pelle dell' altra gamba della stessa rana, tenuta esposta ai vapori di etere	$5,64 \times 10^{-4}$	0,00482	5,64
Pelle di una gamba di una rana normale	$1,83 \times 10^{-4}$	0,00174	2,03
Pelle dell' altra gamba della stessa rana, tenuta esposta ai vapori di cloroformio	$3,87 \times 10^{-4}$	0,00377	4,41

Da questa tabella si vede che la quantità di NaCl passata attraverso la pelle non narcotizzata é minore di quella che si é diffusa per la pelle esposta ai vapori di etere o di cloroformio. Però le differenze tra queste cifre non sono molto considerevoli, perché probabilmente, nel togliere la pelle dall' animale, sono avvenute lesioni che hanno reso in parte permeabile anche la pelle normale.

Per questo ho rinunziato al metodo ora descritto ed ho pensato di compiere tali ricerche con rane intiere ed intatte.

Esperimento 3.

Sei rane vengono trattate come appare dalla prima colonna della seguente tabella.

Esse vennero prima lavate abbondantemente con acqua comune e con acqua distillata. Mi assicurai anche che la loro cloaca fosse

priva di liquido. I liquidi furono introdotti sotto la pelle del dorso, con una siringa, ma l'ago si faceva passare per uno degli arti anteriori, alla radice del quale si poneva poi un laccio a fine di impedire il rigurgito del liquido iniettato.

Ogni rana fu poi posta in un bicchiere contenente 25 c. c. di acqua distillata, avendo cura che la testa dell' animale restasse fuori del liquido.

Dopo 6 ore si fece la determinazione della conduttività elettrica dell' acqua. La temperatura rimase costante a 22°.

	Conduttività elettrica specifica dell' acqua in cui é rimasta immersa la rana	Concentrazione del NaCl, calcolata dalla conduttività elettrica. Gr.-eq. per litro	Quantità di NaCl che é passato attraverso la pelle della rana. Milligrammi
Rana normale	$4,11 \times 10^{-4}$	0,00404	5,90
Rana curarizzata	$3,95 \times 10^{-4}$	0,00385	5,63
Rana curarizzata a cui si é iniettato sotto la pelle 1 cc. di soluzione di NaCl $\frac{n}{7}$	$4,25 \times 10^{-4}$	0,00418	6,11
Rana tenuta esposta ai vapori di etere per 10 minuti	$19,1 \times 10^{-4}$	0,0202	29,6
Rana tenuta esposta ai vapori di cloroformio per 10 minuti	$19,5 \times 10^{-4}$	0,0206	30,1
Rana a cui si é iniettato sotto la pelle 1 cc. di soluzione di NaCl $\frac{n}{7}$ saturata di etere	$10,17 \times 10^{-4}$	0,0104	15,2

Da questa tabella si vede che la quantità di sale passata attraverso la pelle delle rane in esperimento é molto maggiore quando l'animale é stato sottoposto alla narcosi con etere o con cloroformio.

Esperimento 4.

Due rane vengono trattate come nell' esperimento precedente, ed una di esse si lascia esposta ai vapori di cloroformio per 10 minuti. Quindi, a tre diversi intervalli di tempo, si fa la determinazione della conduttività elettrica dell' acqua in cui la rana é immersa. La quantità di sale che é passato attraverso la pelle della rana (calcolata nel modo sovra accennato) divisa per il tempo, rappresenta la velocità di diffusione del sale attraverso la pelle della rana.

Nella tabella seguente sono esposti questi dati.

	Tempo durante il quale l'acqua esaminata é rimasta in contatto con la pelle della rana	Condutività elettrica specifica dell' acqua in cui é rimasta immersa la rana	Concentrazione del NaCl calcolata dalla conduttività elettrica. Gr.-eq. per litro	Quantità di NaCl che é passata attraverso la pelle della rana nel tempo indicato. Milligrammi	Velocità di diffusione del NaCl attraverso la pelle della rana
Rana curarizzata a cui si é iniettato sotto la pelle 1 cc. di soluzione di NaCl $\frac{n}{7}$	3 ore	$4,98 \times 10^{-4}$	0,00485	0,22	0,073
	5 ore 30 min.	$6,55 \times 10^{-4}$	0,00645	0,38	0,069
	8 ore	$8,81 \times 10^{-4}$	0,00903	0,42	0,052
Rana esposta ai vapori di cloroformio per 10 minuti ed alla quale si é poi iniettato sotto la pelle 1 cc. di soluzione di NaCl $\frac{n}{7}$	3 ore	$10,4 \times 10^{-4}$	0,0106	0,49	0,163
	5 ore 30 min.	$22,1 \times 10^{-4}$	0,0234	1,09	0,199
	8 ore	$23,1 \times 10^{-4}$	0,0245	1,14	0,142

Da questa tabella risulta subito che molto maggiore é la quantità di sale passato attraverso la pelle della rana cloroformizzata, in confronto di quello passato attraverso la pelle della rana non esposta ai vapori di questo narcotico. La velocità di diffusione del sale attraverso la pelle non varia molto nei diversi periodi di tempo in ambedue gli esperimenti.

Confrontando questi resultati con quelli ottenuti dalle determinazioni di F. E. sulla pelledi rana normale o narcotizzata, si

vede subito che vi é un eguale comportamento nei due casi. La narcosi cioé fa diminuire o scomparire la F. E., di cui é sede la pelle di rana normale, e nello stesso tempo é causa di un aumento della permeabilità della pelle stessa per il NaCl. Questo resultato é un importante argomento in favore della teoria, che riconduce i fenomeni bioelettrici a differenti permeabilità di certe membrane di fronte a varie specie di ioni.

Questa impermeabilità della pelle di rana, che, come ho mostrato nelle mie precedenti ricerche, é tale che il NaCl non può passare dall' interno verso l' esterno, non dipende da una speciale struttura della pelle stessa, ma piuttosto da una ignota proprietà vitale degli epiteli che costituiscono questo tessuto; proprietà che ha lo scopo fisiologico di trattenere il NaCl nell' organismo dell' animale e di impedirne la diffusione nell' acqua ove le rane vivono. Tale proprietà ha un carattere essenzialmente biologico, inquanto che, non solo essa scompare con la morte delle cellule epidermoidali, ma diminuisce e si annulla anche per opera dei soli narcotici. Infatti é un principio di biologia generale che i narcotici fanno scomparire le attività vitali di qualsiasi specie di cellule, comunque esse siano differenziate, qualunque sia la loro funzione specifica.

Die neuen Untersuchungen über den Galvanotropismus der Pflanzenwurzeln.

Von **W. Rothert.**

(Der Redaktion zugegangen am 26. Februar 1907.)

Die als Tropismen bezeichneten, durch die einseitige Wirkung bestimmter äußerer Faktoren veranlaßten Richtungsreizbewegungen pflanzlicher Organe erfreuen sich gegenwärtig eines hervorragenden Interesses seitens der Pflanzenphysiologen. Unsere Kenntnis derselben ist in den letzten 10—15 Jahren durch eine große Reihe von Untersuchungen ganz wesentlich gefördert und vertieft worden, und das Interesse an ihnen scheint noch immer eher im Steigen als im Sinken begriffen. Das gilt aber in vollem Umfange nur für eine der besagten Reizerscheinungen, nämlich für den Geotropismus. Lange nicht so günstig steht es mit den vielen weniger verbreiteten Tropismen, welche unter den Organen der höheren Pflanzen nur für die Wurzeln bekannt sind: Hydro-, Rheo-, Thermo-, Galvanotropismus, nicht zu reden von dem erst ganz kürzlich für Wurzeln sichergestellten Chemotropismus. Über diese liegen teils nur vereinzelte, teils auch gar keine neueren Untersuchungen vor, so daß im letzteren Fall unsere Kenntnisse nur auf Arbeiten aus den 80 er Jahren basieren, wo die Fragestellungen in diesem Forschungsgebiet zum Teil noch ganz andere waren als heutzutage.

Zu diesen arg vernachlässigten Erscheinungen gehört u. a. der Galvanotropismus, dessen Literatur mit dem Jahr 1889 abbrach. Nachdem Elfving (1882)[1] die Tatsache entdeckt hatte, daß Wurzeln sich unter dem Einfluß galvanischer Ströme krümmen, und Müller-Hettlingen (1883)[1] einen weiteren Beitrag geliefert hatte, war es Brunchorst,[1]) der in mehreren Mitteilungen (1884, 1885, 1889) das-

[1]) Siehe das Literaturverzeichnis am Schluß meines Aufsatzes.

jenige feststellte, was wir bisher von der Sache wußten.[1]) Es war dies im wesentlichen folgendes.

Der Grad und Charakter der Krümmung ist bedingt durch die Stromdichte (Stromstärke: Stromquerschnitt).

Bei höheren Stromdichten krümmt sich die Wurzel zur positiven, bei geringeren zur negativen Elektrode (+ und — Krümmung); bei mittleren kann eine kombinierte, S-förmige Krümmung resultieren (oberwärts +, näher zur Spitze — Krümmung).

Die + Krümmung ist das Resultat einer einseitigen Schädigung der Wurzel auf der der positiven Elektrode zugekehrten Seite, welche eine Herabsetzung oder Sistierung des Wachstums dieser Seite zur Folge hat. Sie ist folglich keine Reizerscheinung und darf nicht als galvanotropisch bezeichnet werden (ich werde sie, Brunchorst's Vorschlag folgend, nach ihrem Entdecker Elfving'sche Krümmung nennen). Die schädigende Wirkung schreibt Brunchorst den an der positiven Elektrode entstehenden Nebenprodukten der Elektrolyse zu, nämlich dem Wasserstoffsuperoxyd (und Ozon?). Diese Meinung stützt er u. a. durch Versuche, in denen durch kontinuierlichen Wasserwechsel in der einen Hälfte des Versuchsgefäßes die Produkte der Elektrolyse beseitigt wurden, was eine bedeutende Verminderung der Elfving'schen Krümmung zur Folge hatte. Auch wird gezeigt, daß Lösungen von Wasserstoffsuperoxyd in geeigneten Konzentrationen tatsächlich das Wachstum der Wurzeln vermindern resp. sistieren oder gar die Wurzeln töten.

Die — Krümmung beruht hingegen auf einer dem Geotropismus usw. analogen Reizerscheinung. Dies ergibt sich daraus, daß Dekapitation der Wurzeln (welche die Elfving'sche Krümmung unbeeinflußt läßt) ihnen die Fähigkeit zur Ausführung der — Krümmung nimmt, während andererseits Wurzeln, bei denen nur die nicht über 2 mm lange Spitze von dem Strom durchflossen wird, die — Krümmung ausführen; die hiermit konstatierte Transmission eines die Krümmung bedingenden Einflusses von der Wurzelspitze zu der die Krümmung ausführenden Streckungsregion ist ein sicherer Beweis, daß es sich um eine Reizerscheinung handelt. Die — Krümmung ist somit allein als galvanotropische zu bezeichnen. Brunchorst schloß aus den erwähnten Versuchen weiter, daß die galvanotropische Empfindlichkeit ausschließlich in der Wurzelspitze lokalisiert sei;

[1]) Eine 1885 erschienene Arbeit von Rischavi kann übergangen werden, da die darin entwickelten Anschauungen alsbald von Brunchorst als unrichtig erwiesen wurden.

ich (1894) habe jedoch hervorgehoben, daß dieser Schluß nicht berechtigt ist; die Unempfindlichkeit dekapitierter Wurzeln kann nämlich auch auf Anästhesie infolge der Operation beruhen (wie das bei gewissen phototropischen Organen notorisch der Fall ist), und der Versuch mit alleiniger Reizung der Spitze beweist nicht, daß die Streckungsregion der Wurzel galvanotropisch unempfindlich ist; um diese Frage zu entscheiden, wäre es erforderlich, die ganze reaktionsfähige Region mit Ausnahme der Spitze einem galvanischen Strom auszusetzen.

Nach 17jähriger Pause erschienen nun 1906 fast gleichzeitig zwei Arbeiten über den Galvanotropismus der Wurzeln, die eine von Gassner, die andere von Schellenberg, welche an den Gegenstand von verschiedenen Seiten herantreten. Zweck der vorliegenden Studie ist, eine kritische Übersicht des wesentlichen Inhalts dieser Arbeiten zu geben, um darzutun, was dieselben an wohlbegründeten Ergebnissen bringen, welche Schlüsse und welche neuen Fragen sich aus ihnen ergeben.

Die ziemlich umfangreiche, aus Kny's Laboratorium hervorgegangene Arbeit Gassner's möchte Ref. in gewisser Hinsicht musterhaft nennen. Sie ist ausgezeichnet durch genaue Angabe der Versuchsanstellung, kritische Berücksichtigung der beeinflussenden Umstände und der Fehlerquellen, — so daß, soweit Ref. beurteilen kann, die Untersuchung in methodischer Hinsicht kaum etwas zu wünschen läßt —, endlich durch klare, systematische Darstellung. Ihre Stärke liegt weniger in der Auffindung wesentlich neuer Tatsachen, als in der gründlichen und sorgfältigen Durcharbeitung des bisher nur in groben Zügen bekannten; das Gebiet unseres Wissens wird zwar nicht erheblich erweitert, aber dafür wird unsere Kenntnis desselben vertieft und sozusagen aus dem qualitativen in das quantitative Stadium übergeführt.

Eine Unterlassungssünde möchte ich jedoch dem Verf. vorwerfen: er hat an seinen Versuchsobjekten keine Wachstumsmessungen angestellt. Er hat das vielleicht absichtlich nicht getan, um seine Versuche nicht zu komplizieren. Meines Erachtens wäre es aber nicht nur erwünscht, sondern geradezu erforderlich gewesen, auch die Änderungen der Wachstumsintensität durch den galvanischen Strom in Abhängigkeit von Stromdichte und Einwirkungsdauer zu berücksichtigen, weil diese zweifellos einen wesentlichen Faktor der eintretenden Krümmungen darstellen. Wenn Verf. findet, daß die

Krümmungen (beiderlei Art) mit steigender Stromdichte resp. Einwirkungsdauer zunächst zunehmen, weiter aber wieder abnehmen und schließlich gar nicht mehr eintreten, so ist die Abnahme und Hemmung höchst wahrscheinlich nur dem Umstande zuzuschreiben, daß das Wachstum der bei der betr. Krümmung aktiven Wurzelseite zu stark beeinträchtigt resp. ganz sistiert ist, daß mit anderen Worten der die Krümmung ausführende Mechanismus mehr oder weniger vollkommen beseitigt ist. Das Fallen der Kurven von einer gewissen Grenze an hätte somit eine ganz andere Ursache als ihr anfängliches Ansteigen. Das ist dem Verf. zwar nicht unbekannt, wird aber von ihm nicht hinreichend berücksichtigt, und daher können seine Ergebnisse leicht mißverständlich aufgefaßt werden. Wenn z. B. Verf. sagt: „Sehr schwache Ströme wirken noch nicht, sehr starke dagegen nicht mehr krümmend,“ so erweckt das den Anschein, als seien beide in gleicher Weise wirkungslos; in Wirklichkeit liegt indes die Sache so, daß sehr schwache Ströme die Wurzeln unbeeinflußt lassen, sehr starke dagegen die (vermutlich ebenfalls sehr starke) Beeinflussung nicht sichtbar werden lassen, weil das Wachstum sistiert wird, bevor die Krümmung hat stattfinden können; die starken Ströme wirken also nur deshalb nicht krümmend, weil das krümmungsfähige Objekt fehlt. Nur gelegentlich erfahren wir, daß bei höheren Stromdichten die Wurzeln mehr oder weniger bald abstarben; der Verf. hat aber im einzelnen nicht konstatiert, wann das geschah, offenbar weil, wie er bemerkt, der Zeitpunkt des Absterbens sich nicht genau feststellen läßt. Es wäre aber auch nicht darauf angekommen, sondern auf den Zeitpunkt, wo das Wachstum aufhört, denn mit diesem und nicht erst mit dem Tode hört die Krümmungsfähigkeit auf; dieser Zeitpunkt aber hätte sich unschwer mit für den Zweck ausreichender Genauigkeit feststellen lassen.

Nach dieser Digression gehen wir zu des Verf. Ergebnissen über.

Zunächst wird bestätigt, daß die Strom d i c h t e der Faktor ist, welcher caeteris paribus die Wirkung des Stromes auf die Wurzeln bestimmt; die irrtümliche Meinung Brunchorst's, daß die Stromdichte u. a. von der Elektrodengröße abhängt, wird experimentell widerlegt und gezeigt, daß neben der Stromstärke nur der Flüssigkeitsquerschnitt in Betracht kommt. Verf. gibt fernerhin stets die Stromdichte in Milliampère pro Quadratzentimeter an.

Neu und wichtig ist die vom Verf. leider nur episodisch behandelte Beobachtung, daß das spezifische Leitungsvermögen des Mediums die Wirkung des Stromes wesentlich beeinflußt; und zwar

wird die Wirkung auf die Wurzeln bei gleicher Stromdichte mit steigendem Leitungsvermögen des Mediums (z. B. bei Lösung eines Salzes in dem gewöhnlich benutzten Leitungswasser) vermindert, bei vermindertem Leitungsvermögen (z. B. bei Verdünnung des Leitungswassers mit destilliertem Wasser) verstärkt. In einem so gut leitenden Medium, wie Quecksilber, können Wurzeln mehrtausendfach größere Stromdichten ohne Schaden vertragen, als in Leitungswasser. — Diese auf den ersten Blick auffallende Tatsache findet ihre ungezwungene Erklärung in den Gesetzen der Stromverzweigung: je besser das Medium leitet, ein um so geringerer Bruchteil des Stromes geht durch den Wurzelkörper. Umgekehrt kann man aus den besagten Beobachtungen folgern, daß nicht der Strom im Medium, sondern nur der durch den Wurzelkörper selbst gehende Strom die Wurzel beeinflußt. Verf. zieht weiter folgenden Schluß: „Um bei einem besser leitenden galvanotropischen Medium dieselben galvanotropischen Krümmungen zu erzielen, muß man also die Stärke der angewandten Ströme entsprechend dem besseren spezifischen Leitungsvermögen vergrößern und umgekehrt.“ [1]) Es ist zu bedauern, daß Verf. diesen theoretisch gewiß zutreffenden Schluß nicht auch experimentell geprüft hat, was in Anbetracht seiner Wichtigkeit doch nicht überflüssig gewesen wäre.

Das erste Hauptkapitel behandelt den Einfluß verschiedener Stromdichten. Das allgemeine Ergebnis liefert eine Bestätigung der Angabe Brunchorst's, daß kleine Stromdichten, von einem gewissen Minimum an, galvanotropische (—) Krümmungen, große Stromdichten (bis zu einem gewissen Maximum) Elfving'sche (+) Krümmungen, mittlere Stromdichten gemischte, S-formige Krümmungen bewirken. Von Interesse sind aber die quantitativen Details der Versuche, die Verf. für drei Objekte in sehr anschaulicher Weise graphisch darstellt; für jede Pflanze und jede benutzte Stromdichte ist der zeitliche Verlauf der beiden Krümmungen zu ersehen, ferner für jedes Objekt zusammenfassend die Abhängigkeit der bei 15-stündiger Einwirkung erreichten durchschnittlichen Krümmung von den Stromdichten. Die Kardinalpunkte der letzteren Abhängigkeit

---

[1]) Beispielsweise müßte also bei steigender Konzentration einer als Medium dienenden Salzlösung die Reizschwelle (die geringste zur Erzielung einer galvanotropischen Krümmung erforderliche Stromdichte) ebenfalls steigen, und zwar proportional dem Leitungsvermögen, also — innerhalb der praktisch anwendbaren Konzentrationsgrenzen — nahezu proportional der Konzentration, — eine Folgerung, von der wir weiter unten Gebrauch machen werden. Ref.



sind außerdem für sechs eingehender untersuchte Objekte in einer Tabelle zusammengestellt, auf deren Reproduktion wir uns hier beschränken müssen.

Objekte	Für die galvanotrop. Krümmung			Für die ELFVING'sche Krümmung		
	Minimum	Optimum[1])	Maximum[1])	Minimum	Optimum[1])	Maximum[1])
	der Stromdichte			der Stromdichte		
Phaseolus multiflorus	0,014	0,05—0,08	0,21	0,03	0,3—0,4	ca. 5
Pisum sativum	0,006	0,04—0,12	0,21	0,07	0,3—0,5	„ 4
Vicia Faba	0,008	0,05—0,10	0,15	0,03	0,16—0,19	„ 3
Lupinus albus	0,004	0,06—0,14	0,17	0,07	0,2—0,3	„ 4
Brassica Napus	0,003	0,10—0,20	0,36	0,17	0,7—0,9	„ 7
Zea Mays	?	?	?	0,05	0,2—0,4	„ 5

Das Verhalten ist, wie man sieht, spezifisch recht verschieden. Das für die galvanotropischen Krümmungen günstigste Objekt ist Brassica; die niedrige Lage des Minimums zeigt ihre hohe galvanotropische Empfindlichkeit, die hohe Lage der übrigen Werte zeigt die relativ große Widerstandsfähigkeit dieses Objekts gegen die schädigende Wirkung des Stromes. Zea Mays erwies sich als ungünstiges Objekt und ergab für die galvanotropischen Krümmungen sehr unregelmäßige Werte; daher die Fragezeichen.

Noch sei hervorgehoben, was aus der Tabelle nicht zu ersehen ist, daß die galvanotropische Krümmung stets erst nach längerer Zeit ($2^1/_2$—5 Stunden, je nach der Stromdichte) beginnt; die Reaktionszeit ist also wesentlich länger als beim Geotropismus der gleichen Objekte.

Eine zweite Versuchsreihe betraf den Einfluß der Einwirkungsdauer des Stromes. Die Versuche wurden mit Lupinus albus angestellt. Die Wurzeln wurden bei verschiedenen Stromdichten dem Strom ausgesetzt (wobei sie sich aus gewissen Gründen statt in Leitungswasser in 3 Proz. Gelatine befanden); nach verschieden langen Zeiten wurden sie in stromfreies Leitungswasser übertragen, wo durch Nachwirkung die Krümmung begann resp. fortschritt, und es wurden die nach 15 Stunden (vom Beginn des Versuches an) zustande gekommenen Krümmungen notiert; eine geotropische Ausgleichung der galvanotropischen Krümmungen scheint sich bis dahin

[1]) Zu diesen Begriffen vgl. meine Bemerkungen auf S. 145.

nicht bemerklich gemacht zu haben. Die Resultate sind auch hier graphisch dargestellt und überdies in der folgenden Tabelle zusammengefaßt.

Strom-dichte	Für die galvanotropische Krümmung der Einwirkungsdauer: Minimum	Optimum[1]	Maximum[1]	Für die Elfving'sche Krümmung der Einwirkungsdauer: Minimum	Optimum[1]	Maximum[1]
0,002	3¾ St.	15 St. u. mehr	—	—	—	—
0,005	50 Min.	11 " " "	—	—	—	—
0,01	60 "	10 " " "	—	—	—	—
0,02	45 "	11 " " "	—	—	—	—
0,05	20 "	10 " " "	—	—	—	—
0,1	8 "	5 " " "	—	—	—	—
0,15	8 "	4 " " "	—	—	—	—
0,2	4 "	4 " " "	—	4 St.	12 St. u. mehr	—
0,4	3 "	2—3 St.	—	3¾ St.	10 St. u. mehr	—
0,7	1 "	¾—2 St.	4¼ St.	1¾ St.	5—7 St.	—
1	30 Sek	20—45 Min.	1½ St.	50 Min.	2½—3½ St.	—
2	3 "	20—40 Sek.	1¼ Min.	4 Sek.[2])	1—1½ St.	—
4,5	1—2 Sek.	5—20 Sek.	40 Sek.	3 Sek.	8—15 Min.	—[3])

Man ersieht daraus, daß auch die großen Stromdichten, welche in der vorigen Versuchsreihe nur Elfving'sche Krümmung ergaben, bei hinreichend verkürzter Einwirkungszeit auch galvanotropisch reizend wirken. Kleine Stromdichten ergeben bei jeder das Minimum überschreitenden Einwirkungsdauer nur galvanotropische Krümmung ohne Elfving'sche Krümmung. Das Minimum der Einwirkungsdauer für die galvanotropische Reizung (mit anderen Worten, die Präsentationszeit unter den Versuchsbedingungen) ändert sich in hohem Grade mit steigender Stromdichte.

Daß die positive (Elfving'sche) Krümmung keine Reizerscheinung ist, sondern nur auf einseitiger (resp. einseitig überwiegender) Schädigung der Wurzel beruht, wird vom Verf. bestätigt. Die Erscheinung ist jedoch weniger einfach, als man glaubte. Sie setzt sich nämlich

[1]) Vgl. Anm. 1 auf S. 145.

[2]) Ob dies nicht ein Druckfehler ist anstatt 3 Min.?

[3]) Bei der Stromdichte 6 obere Grenze der Einwirkungsdauer 1 Std. (nach dieser Einwirkungsdauer trat also überhaupt keine Krümmung ein, offenbar weil das Wachstum nicht nur der „positiven“, sondern auch der „negativen“ Wurzelseite gänzlich und definitiv sistiert war).

aus zwei verschiedenartigen Krümmungen zusammen, die in verschiedenen Regionen der Wurzel stattfinden und ungleichen Verlauf haben. Die eine („obere") Krümmung erfolgt wesentlich oberhalb der wachsenden Region, bei Lupinus in einer Entfernung von 5—16 (—20) mm über der Spitze, und ist die Folge einer Turgorsenkung auf der der Anode zugekehrten Wurzelseite; sie beginnt alsbald nach dem Schließen des Stromkreises und erreicht nach 2—3 Stunden ihr Maximum mit einer Ablenkung von höchstens 50—60°; sie allein ist es, welche sich mit der galvanotropischen Krümmung zu S-förmigen Krümmungen kombinieren kann. Die „untere" Krümmung erfolgt in der Streckungsregion, 1—7 mm über der Wurzelspitze, beginnt frühestens nach 1 Stunde aufzutreten und erreicht ihren Höhepunkt erst nach längerer Zeit (bis zu 30 Stunden), sie erreicht viel höhere Werte, ev. bis zu 360° und mehr; sie ist bewirkt durch Verminderung oder gänzliche Hemmung des Wachstums der der Anode zugekehrten Wurzelseite, während die opponierte Seite zu wachsen fortfährt, sie ist also im Gegensatz zur „oberen" Krümmung eine Wachstumserscheinung. — Aus den früher erwähnten graphischen Darstellungen läßt sich außerdem ersehen, daß die „obere" Krümmung schon bei kleineren Stromdichten stattfindet als die „untere"; nicht selten wird sie nach einigen Stunden ganz oder teilweise wieder ausgeglichen.[1]) — Beide Krümmungen werden durch Dekapitation nicht alteriert; um die „obere" Krümmung auszuschließen, mußte die ganze Region, in der sie stattfindet, abgeschnitten werden. Wird hingegen nur die Wurzelspitze vom Strom durchflossen, so fällt die einseitige Schädigung der übrigen Wurzelregionen fort und daher bleibt auch die Elfving'sche Krümmung in ihren beiden Komponenten aus.

Dieser Umstand gibt zugleich ein Mittel in die Hand, um die galvanotropische Krümmung für sich, ohne Beeinträchtigung durch Elfving'sche Krümmungen, zu studieren, was Gassner leider nicht in ausgedehnterem Maße getan hat. Er gibt nur kurz an, daß bei dieser Versuchsanstellung (d. i. wenn nur die Wurzelspitze dem Strom ausgesetzt wird) auch solche Stromdichten noch rein galvanotropisch wirken, welche bei (nicht zu kurzer) Wirkung auf die ganze Wurzel nur Elfving'sche Krümmungen ergeben und auf die Dauer töten; es läßt sich so konstatieren, daß die Intensität der galvano-

---

[1]) Worauf dieser Ausgleich beruht, ob auf einem Rückgang der anfänglichen Turgorsenkung, oder umgekehrt auf einem Sinken des Turgors auch auf der anderen Seite, hat Verf. nicht untersucht.

tropischen Krümmung mit steigender Stromdichte und Einwirkungsdauer kontinuierlich zunimmt.

Die Methode der alleinigen Spitzenreizung hat Verf. vervollkommnet, indem er die Wurzelspitze statt in Wasser in Gelatine eintauchen ließ; hierbei wird die Gefahr beseitigt, daß auch der nicht eintauchende Teil der Wurzel, dank kapillarer Wasserbenetzung, vom Strom durchflossen werde. Die Anwendung der Gelatine gab auch die Möglichkeit, mit Hilfe einer einfachen und sinnreichen Anordnung den vom Ref. (vgl. S. 144) postulierten Gegenversuch auszuführen, nämlich die ganze Wurzel mit Ausnahme einer kurzen (nicht über 2 mm) Spitze dem galvanischen Strom auszusetzen; es ergaben sich, mit ganz vereinzelten Ausnahmen, nur ELFVING'sche, aber keine galvanotropischen Krümmungen. Damit ist der Beweis erbracht, daß die galvanotropische Empfindlichkeit ausschließlich in der Wurzelspitze lokalisiert ist.

Dies ist eine wichtige Tatsache. Bekanntlich hatte DARWIN (1881) der Wurzelspitze die Rolle des alleinigen Perzeptionsorganes bei allen damals bekannten Richtungsbewegungen der Wurzeln vindiziert, ihr „Gehirnfunktion“ zugeschrieben. Diese sensationelle Behauptung des großen Forschers hat zwar einen der hauptsächlichsten Anstöße für die neuere Entwicklung der Lehre von den pflanzlichen Tropismen (und, allgemeiner, der pflanzlichen Sinnesphysiologie) gegeben und sich insofern sehr fruchtbar erwiesen; ihre experimentelle Begründung war aber, wie Ref. (1894) darlegte, nicht beweiskräftig, und die Frage mußte von neuem mit anderen Methoden in Angriff genommen werden. Wenn wir von dem etwas isoliert stehenden Traumatropismus absehen, bezüglich dessen schon DARWIN's Versuche beweisend waren und der nur einer teilweisen Umdeutung bezüglich der Natur des Reizanlasses bedurft hatte, so ist bisher ein hinreichender Beweis für die alleinige Empfindlichkeit der Wurzelspitze nur für einen Fall erbracht worden, nämlich für den Hydrotropismus; bezüglich des Geotropismus kann ein solcher Beweis, trotz der vielen darauf gerichteten Bemühungen, gegenwärtig nicht als erbracht gelten, und auch bezüglich des Phototropismus steht ein zuverlässiger Beweis noch aus. Der Galvanotropismus stellt somit erst den zweiten Fall dar, für den eine in der Wurzelspitze lokalisierte Perzeptionsfähigkeit festgestellt ist. Der Nachweis solcher Fälle von lokalisierten „Perzeptionsorganen“, deren man bei Pflanzen noch recht wenige kennt, wird immer von großem Interesse bleiben, obgleich von einer allgemeinen „Gehirnfunktion“ der Wurzelspitze im Sinne DARWIN's jetzt nicht mehr die

Rede sein kann; denn es ist inzwischen auch festgestellt worden, daß beim Thermotropismus, Rheotropismus und Chemotropismus der Wurzeln die Empfindlichkeit bestimmt nicht auf die Spitze beschränkt ist.

Doch kehren wir zu der GASSNER'schen Arbeit zurück, welche sich nunmehr zu der Frage nach den tieferen Ursachen der Wirkungen des galvanischen Stromes auf die Wurzeln wendet. BRUNCHORST hatte, wie gesagt, die zur ELFVING'schen Krümmung führende einseitige Schädigung der Wurzeln den an der Anode ausgeschiedenen Produkten der Elektrolyse, speziell dem Wasserstoffsuperoxyd, zugeschrieben, und gegen diese Ansicht wendet sich GASSNER. Neben anderen Argumenten stützt er sich auf Versuche, in denen eine Anhäufung der Produkte der Elektrolyse in der Nähe der Wurzeln völlig ausgeschlossen war, und dennoch typische ELFVING'sche Krümmung auftrat. Es muß zugegeben werden, daß BRUNCHORST's Theorie auf ziemlich schwachen Füßen stand. Zwar hatte er gezeigt, daß H_2O_2 tatsächlich Wurzeln schädigen kann; aber er war den Beweis schuldig geblieben, daß bei den angewandten Stromdichten dieser Stoff tatsächlich die zur Schädigung der Wurzeln hinreichenden Konzentrationen erreicht, und insbesondere, daß die Konzentrationsdifferenz zu beiden Seiten der Wurzeln groß genug werden kann, um die vorzugsweise Schädigung der Anodenseite zu erklären; das erscheint a priori ganz unwahrscheinlich. Ferner wäre auf Grund der Theorie BRUNCHORST's zu erwarten, daß bei der sehr intensiven Wasserdurchspülung, die er in der einen Hälfte seines Versuchsgefäßes vornahm und die sicherlich eine Anhäufung des Wasserstoffsuperoxyds völlig ausschloß, ELFVING'sche Krümmungen hätten ganz ausbleiben müssen; statt dessen beobachtete BRUNCHORST nur eine Verminderung derselben. Nimmt man noch die von GASSNER beigebrachten Argumente dazu, so ist zweifellos, daß der Strom in direkterer Weise und nicht bloß durch Vermittlung der im Medium auftretenden Elektrolysenprodukte die Wurzeln beeinflussen muß[1]; das gilt sowohl für die ELFVING'sche, wie für die galvanotropische Krümmung (für welch letztere BRUNCHORST, wenn auch nur in ganz hypothetischer Form, ebenfalls die Vermutung geäußert hatte, daß sie auf einer Reizung durch geringe Mengen derselben elektrolytischen Produkte beruhen könnte). Doch geht GASSNER wohl zu weit,

[1]) Das ergibt sich mit Notwendigkeit auch schon aus der oben (S. 146) gezogenen Folgerung, daß für die Wurzel nur der durch ihren Körper gehende Strom in Betracht kommt.

wenn er die Beteiligung der Elektrolysenprodukte an der Elfving-schen Krümmung ganz leugnet. Ohne für ihr Zustandekommen unentbehrlich zu sein, könnten sie doch sehr wohl, wenn sie sich anhäufen, die Krümmung verstärken. Die erwähnten Versuche Brunchorst's, in denen das Auswaschen dieser Produkte die Krümmungen bedeutend verminderte, sprechen durchaus zugunsten dieser Annahme; Gassner berücksichtigt diese wichtigsten Versuche seines Vorgängers gar nicht.

Gassner sucht nun darzutun, daß der Galvanotropismus ein Spezialfall des Traumatropismus ist. Doch findet Ref. nicht, daß er das bewiesen habe. Die traumatropische Krümmung der Wurzeln wird bekanntlich veranlaßt durch einseitige Verletzung (Anschneiden, Anätzen) des Vegetationskegels der Wurzelspitze; sie beginnt einige Stunden später in der Streckungsregion der Wurzel und ist von der Wundstelle weggerichtet. Sie ist zweifellos in ihrem ganzen Verlauf der galvanotropischen Krümmung sehr ähnlich. Um aber den Galvanotropismus mit dem Traumatropismus zu identifizieren, genügt diese Ähnlichkeit nicht; es müßte vielmehr bewiesen werden, daß auch beim Galvanotropismus der Vegetationskegel der Wurzel einseitig beschädigt wird, und zwar auf der Anodenseite; das ist möglich, sogar nicht unwahrscheinlich, aber sicher ist es nicht. Verf. führt als Beweis folgendes an: Wurzelspitzen wurden einem starken Strom ausgesetzt und dann in Methylenblaulösung gebracht; es zeigte sich, daß der Farbstoff auf der Anodenseite tiefer eingedrungen und stärker gespeichert war als auf der entgegengesetzten. Das ist alles. Es wird nicht einmal angegeben, ob die die Verletzung der Zellen anzeigende Färbung in den Vegetationskegel hineinreichte oder sich auf die Wurzelhaube beschränkte, in welch letzterem Falle das Versuchsresultat eher gegen des Verf. Ansicht sprechen würde. Vor allem aber ist einzuwenden, daß auf diese Weise nur die Wirkung „starker" Ströme geprüft wurde (angegeben ist ihre Stärke nicht), während es gerade wesentlich gewesen wäre, nachzuweisen, ob auch die sehr schwachen Ströme, welche schon galvanotropisch wirksam sind, eine merkliche Schädigung der Zellen auf der Anodenseite des Vegetationskegels bewirken. Nur wenn dies zutrifft, wird die Annahme Gassner's als begründet anerkannt werden können.

Die Frage, auf welche Weise der die Wurzel durchfließende Strom einwirkt und warum gerade die „positive" Wurzelseite die geschädigte ist, läßt sich, wie Verf. bemerkt, zurzeit nicht beantworten. Trotzdem erörtert er ziemlich ausführlich die verschie-

denen theoretisch vorhandenen Möglichkeiten und entscheidet sich zugunsten der Annahme, daß die Ursache in der „inneren Elektrolyse“ der in den Wurzelzellen enthaltenen Salze zu suchen sei, was in Verbindung mit der Semipermeabilität der Plasmahaut zu einseitiger Anhäufung von Ionen innerhalb der Wurzel führen kann.

Ohne inneren Zusammenhang mit dem übrigen Inhalt der Arbeit steht ein kleines Kapitel über die Einwirkung von Wechselströmen auf das Wachstum der Wurzeln da. Es führt zu dem interessanten Ergebnis, daß ein Strom um so unschädlicher ist, je öfter er seine Richtung wechselt. Nach 1 stündiger Einwirkung der Stromdichte 1 ergaben sich beim Vergleich mit Kontrollexemplaren folgende Verminderungen des in 24 Stunden erzielten Durchschnittszuwachses:

Zahl der Wechsel pro Minute	2,4	46	120	820
Wachstumsverminderung in %	57,5	32,0	11,7	1,8

Schade daß der Verf. wenigstens hier nicht angibt, wie stark ein Gleichstrom von derselben Stromdichte caeteris paribus das Wachstum beeinträchtigt.

Die Arbeit von SCHELLENBERG, zu der wir jetzt übergehen, beschäftigt sich nur mit dem eigentlichen Galvanotropismus und studiert ihn wesentlich nur in *einer* Richtung, die aber neu ist und zu unerwarteten Ergebnissen führt. In formaler Hinsicht läßt die Arbeit manches zu wünschen übrig. Die Versuchsanordnung (welche in einfacher Weise die Anhäufung der Produkte der Elektrolyse ausschließt) wird nur flüchtig beschrieben, ohne Angabe mancher erwünschter Details, der Einfluß der Strom*dichte* ist außer acht gelassen, die Strom*stärke*, welche erheblich (bis ums Tausendfache) variierte, wird für die einzelnen Versuche nicht angegeben, der Grad der erreichten Krümmungen bleibt unbekannt. Sehr störend ist, daß Verf. die Termini Anode und Kathode konsequent in der umgekehrten Bedeutung verwendet (was sich aus dem Sinn der auftretenden Krümmungen und aus den gelegentlich benutzten synonymen Bezeichnungen erschließen läßt). Da auch die Darstellung sich nicht immer durch die erwünschte Klarheit und systematische Anordnung des Stoffes auszeichnet, so ist ein sehr aufmerksames Studium erforderlich, um über den Sinn und die Tragweite der Resultate und den Grad ihrer Begründung ein richtiges Urteil zu gewinnen.

Den Ausgangspunkt der Untersuchungen bildete das Bestreben des Verf., das unbestimmte Medium „Brunnenwasser“ durch ein bestimmteres, nämlich durch schwache Salzlösungen bekannter Konzentration zu ersetzen. Bei Anwendung einer Reihe verschiedener Salzlösungen von gleicher, geringer Ionenkonzentration (Molekularkonzentration $\times$ Ionenzahl pro Molekel) fiel es nun dem Verf. auf, daß die Ablenkungsrichtung der Wurzeln nicht überall die gleiche war; während nämlich in allen übrigen (18) Lösungen die meisten Wurzeln sich zur negativen Elektrode krümmten, wie es bei der angewandten sehr geringen Stromstärke zu erwarten war, fand in der Chlorammonium-Lösung das Gegenteil statt. Dies führte den Verf. zur Vermutung, daß die Richtung der galvanotropischen Krümmung von bisher noch unbekannten Faktoren beeinflußt werde, und veranlaßte ihn zunächst, den Einfluß der Konzentration der Salzlösung zu prüfen. Er setzte je 10 Wurzeln einem Strom von gleicher Intensität aus, aber in verschieden konzentrierten Lösungen von KCl. Das Ergebnis war, daß in der Tat mit steigender Konzentration des Mediums die Ablenkungsrichtung der Wurzeln aus — in + umschlug.[1]) Bei Konzentrationen bis zu 0,074 Proz. krümmten sich sämtliche Wurzeln negativ, bei 1 Proz. alle positiv; bei den intermediären Konzentrationen (0,123 – 0,352 Proz.) blieb eine Minderzahl der Wurzeln indifferent, während die übrigen sich individuell verschieden verhielten. Diese individuellen Differenzen machen eine genaue Bestimmung der „Umstimmungsgrenze“ (d. i. der Konzentration, bei welcher der Umschlag stattfindet) unmöglich, doch muß dieselbe zwischen 0,243 Proz. und 0,352 Proz. liegen, denn bei ersterer Konzentration reagierten 5 Wurzeln negativ und nur 2 positiv (3 blieben indifferent), bei der letzteren Konzentration aber nur 1 negativ und 7 positiv (bei 2 indifferenten). Ref. schließt daraus, daß es für jede Wurzel (bei gegebener Stromdichte und sonstigen gleichen Bedingungen) gewisse Konzentrationsgrenzen des Mediums geben muß, zwischen denen sie auf einen Strom von der gegebenen Dichte gar nicht galvanotropisch reagiert, während sie bei niedrigeren Konzentrationen sich nach der negativen Elektrode, bei höheren nach der positiven Elektrode krümmen wird.

Bevor wir dem Verf. weiter folgen, wollen wir betrachten, wie das eben mitgeteilte Ergebnis aufzufassen ist. Schon jetzt läßt sich sagen, daß die vom Verf. beobachtete positive Krümmung mit der

---

[1]) Ein analoges Verhalten ist für die Galvanotaxis von Paramaecium gefunden worden: in verdünnter NaCl-Lösung gehen die Tiere zur Kathode, in stärkerer zur Anode (Coehn u. Barratt, 1905).



bereits bekannten ELFVING'schen Krümmung nichts zu tun haben kann. Das ergibt sich schon aus der Stromstärke (oder vielmehr Stromdichte), bei der sie stattfindet. Leider lassen sich über die Stromdichte, mit der SCHELLENBERG gearbeitet hat, nur ungefähre Aufschlüsse gewinnen. Von der angewandten Stromstärke sagt er nur allgemein, daß sie wegen der sehr großen Widerstände sehr gering war und in den meisten Fällen $^1/_{10}$ bis $^1/_{1000}$ Milliampère betrug. Der Stromquerschnitt wird gar nicht angegeben, doch lassen sich immerhin einige Anhaltspunkte finden. Da SCHELLENBERG angibt, daß die Wurzeln „einige Zentimeter" in die Lösung eintauchten, so muß die Flüssigkeitsschicht wohl mindestens 4 cm tief gewesen sein, was sich auch aus der gegebenen rohen Skizze der Versuchsanstellung entnehmen läßt, wenn man die Größe der dargestellten Erbsenkeimlinge als Maßstab benutzt. Dieselbe Skizze läßt ersehen, daß die Breite des Gefäßes mehrmal größer als dessen Tiefe war, so daß sie mit mindestens 10 cm angesetzt werden kann. Wenn wir also den Stromquerschnitt auf 40 qcm schätzen, so dürfte das nicht zu viel sein. Die Stromdichte dürfte somit zwischen 0,0025 und 0,000025 Milliampère pro qcm gelegen haben. Das sind außerordentlich kleine Stromdichten, sie sind kleiner als die Minima, bei denen GASSNER jemals galvanotropische Krümmungen erhalten hat; GASSNER gibt das Minimum für sein empfindlichstes Objekt, Brassica Napus, zu 0,003, und für die Erbse (mit der SCHELLENBERG ausschließlich arbeitete) zu 0,006 Milliampère pro qcm an, nota bene für Leitungswasser als Medium. Daß SCHELLENBERG bei noch kleineren Stromdichten überhaupt galvanotropische Krümmungen erhielt, ist nicht wunderbar, das mag an Differenzen der Versuchsanstellung und vielleicht auch an einer größeren Empfindlichkeit der verwendeten Erbsensorte gelegen haben. Jedenfalls aber waren seine Stromdichten relativ sehr klein und können nicht besonders weit von der Reizschwelle entfernt gewesen sein. Daß diese Stromdichten ELFVING'sche Krümmungen bewirkt haben sollten, ist ganz ausgeschlossen, denn die hierzu erforderlichen Stromdichten sind nach BRUNCHORST's wie nach GASSNER's Erfahrungen sehr viel höher. Nach GASSNER liegt das Minimum für die ELFVING'sche Krümmung für die Erbse bei 0,07, und die Stromdichten, bei denen reine ELFVING'sche Krümmungen (ohne gleichzeitige negative galvanotropische Krümmung) auftreten, betragen bei allen untersuchten Pflanzen mindestens 0,2; BRUNCHORST fand den Übergang von negativ galvanotropischer zu ELFVING'scher Krümmung bei Stromstärken zwischen 5 und 13 Milliampère (die Strom d i c h t e n bleiben bei

Brunchorst ganz unbekannt). Schellenberg's positive Krümmung ist also sicherlich eine neue und von der Elfving'schen Krümmung ursächlich verschiedene Erscheinung; wir werden bald noch weitere Beweise hierfür kennen lernen.

Es sei nun ferner an Gassner's Befund erinnert, daß Erhöhung der Leitfähigkeit des Mediums die physiologische Wirkung des galvanischen Stromes auf die Wurzeln vermindert, also ebenso wirkt wie Verminderung der Stromdichte; woraus ich oben (S. 146 Anm. 1) den Schluß zog, daß mit steigender Konzentration einer als Medium dienenden Salzlösung die Reizschwelle für den negativen Galvanotropismus ebenfalls steigen muß, und zwar nahezu proportional der Konzentration. Wenn das richtig ist, so wäre in dem in Rede stehenden Versuch Schellenberg's die Konzentrationssteigerung der KCl-Lösung gleichbedeutend einer weiteren, erheblichen Verminderung der Stromdichte, oder mit anderen Worten, sie müßte eine fast proportionale Erhöhung der Reizschwelle zur Folge haben. Dadurch würde es sich erstens erklären, warum mit steigender Konzentration zunächst einzelne und schließlich alle Wurzeln aufhören sich nach der negativen Elektrode zu krümmen. Wenn wir aber weiter sehen, daß die negative Krümmung mit steigender Konzentration nicht bloß schwindet, sondern durch eine positive Krümmung ersetzt wird, so müssen wir schließen, daß es (ganz abgesehen von der Elfving'schen Krümmung) außer dem negativen noch einen positiven Galvanotropismus gibt, der nur bei sehr kleinen Intensitäten des Reizanlasses auftritt, welche mehr oder weniger weit unter der Reizschwelle für den negativen Galvanotropismus liegen. Der Galvanotropismus würde sich demnach den interessanten Fällen anreihen, wo ein und dasselbe Reizmittel je nach seiner Intensität verschiedene Reaktionen auslöst, nämlich bei geringerer Intensität positive, bei höherer negative Reaktion, während eine gewisse mittlere Intensität (meist als Optimum bezeichnet) überhaupt nicht reizt.[1]) Die Abhängigkeit der Reaktion von der Intensität des Reizmittels läßt sich in solchen Fällen meist durch eine Kurve darstellen, welche von dem Nullpunkt aus zunächst steigt, dann wieder fällt, die Ab-

[1]) Solcher Fälle sind auf pflanzlichem Gebiet bis jetzt nur wenige sicher bekannt. Es gehören hierher: der Phototropismus von Phycomyces, der Thermotropismus der Wurzeln, einige wenige Fälle von Chemotropismus der Wurzeln (dürften sich bei näherer Untersuchung bedeutend vermehren lassen), manche Fälle von Chemotaxis, besonders gegen Sauerstoff, und von Phototaxis. Von diesen Fällen sind die wenigsten einigermaßen befriedigend untersucht.



scissenachse schneidet und sich sodann unter dieselbe hinabsenkt. Auch im Falle des Galvanotropismus dürfte demnach folgendes Verhalten zu erwarten sein: Sehr kleine Stromdichten (die noch kleiner sein müßten als die geringsten von SCHELLENBERG angewandten) werden unterhalb der Reizschwelle liegen; oberhalb der Reizschwelle werden positive Krümmungen auftreten, die mit steigender Stromdichte zunächst zunehmen und nach Erreichung eines Maximums wieder bis Null fallen werden; dann müssen Stromdichten folgen, welche nicht reizend wirken; weiter wird eine neue Reizschwelle erreicht, oberhalb welcher negative Krümmungen auftreten. Diese werden, wofern schädigende Wirkungen des Stromes vermieden werden (was erreicht werden kann, wenn man nur die Wurzelspitze dem Strom aussetzt), mit steigender Stromdichte voraussichtlich kontinuierlich zunehmen. Sind aber die schädigenden Wirkungen des Stromes nicht ausgeschlossen, so wird, trotz fortgesetzter Steigerung des Reizes, die Zunahme der negativ galvanotropischen Krümmung bald dadurch aufgehalten, daß der zu ihrer Ausführung notwendige Mechanismus, nämlich das Wachstum der positiven Wurzelseite, mehr und mehr außer Aktion gesetzt wird; die negativ galvanotropische Krümmung wird durch die nicht mehr zum Galvanotropismus gehörende ELFVING'sche Krümmung allmählich überflügelt und schließlich ganz durch sie ersetzt. Auch diese verstärkt sich jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze, — sie beginnt ihrerseits abzunehmen, wenn mit steigender Schädigung der Wurzel durch die gesteigerten Stromdichten auch das Wachstum der negativen Wurzelseite zu stark beeinträchtigt wird, und mit der vollständigen Sistierung des Wachstums (die bald vom Tode gefolgt zu werden scheint) wird schließlich jegliche Krümmungserscheinung unmöglich.

Dies wäre das vollständige Schema des Verlaufes der physiologischen Wirkungen des Stromes auf die Wurzeln in ihrer Abhängigkeit von der Intensität des Reizmittels, d. h. im gegebenen Fall von der Stromdichte. Das Schema setzt sich aus drei Phasen zusammen: der Phase des positiven Galvanotropismus, derjenigen des negativen Galvanotropismus, und (eventuell) der Phase der ELFVING-schen Krümmungen. Die erste dieser Phasen ist erst von SCHELLENBERG entdeckt worden; GASSNER hat dieselbe übersehen, weil er nicht genügend kleine Stromdichten anwandte.

Es muß jedoch ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die erste Phase des Schemas zunächst nur eine hypothetische Konstruktion ist, so lange nicht experimentell nachgewiesen wird, daß die erhöhte

Konzentration des Mediums in ihrer Wirkung auf den Galvanotropismus tatsächlich durch entsprechende Verminderung der Stromdichte ersetzt werden kann; daß dies der Fall sein muß, ist allerdings auf Grund der vorliegenden Tatsachen mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen.[1]) Es öffnet sich hier voraussichtlich ein dankbares Feld zu neuen Untersuchungen.

Schellenberg hat natürlich die hier dargestellten Schlüsse aus seinem Versuch nicht gezogen und konnte sie nicht ziehen, da ihm der erst von Gassner konstatierte Einfluß des Leitungsvermögens des Mediums auf den Galvanotropismus unbekannt war. Er erklärt es im Gegenteil für unmöglich, den elektrischen Strom für die stattfindende „Umstimmung" der Wurzeln verantwortlich zu machen (da ja die Stromstärke in seinem Versuch dieselbe blieb), und meint, es müßten Beziehungen zwischen der Konzentration des Mediums und den Verhältnissen der lebenden Wurzelzellen von maßgebender Bedeutung für dies Umstimmung sein. Er geht nun dazu über, die für KCl gewonnene Erfahrung an Lösungen von 18 anderen Salzen (Chloriden, Jodiden, Sulfaten, Nitraten und Phosphaten von K, Na, NH_4, Ca, Sr und Mg) nachzuprüfen. In allen geprüften Salzlösungen (mit Ausnahme von $CaCl_2$, welches in den höheren Konzentrationen das Wachstum sistierte) wurde mit steigender Konzentration derselbe Umschlag der galvanotropischen Reaktion aus — in + beobachtet. Aber auffallenderweise erwies sich die Konzentration, bei der die „Umstimmung" eintrat, für die verschiedenen Salzlösungen recht ungleich, auch wenn sie nicht in Gewichtsprozenten sondern in relativer Ionenkonzentration ausgedrückt wurde. Bei der Berechnung dieser letzteren hat Verf. freilich einen groben Fehler begangen, indem er die Molekularkonzentration durch die Ionenzahl pro Molekel dividiert, statt beide miteinander zu multiplizieren; dadurch kommt er natürlich zu Zahlen, die nicht bloß absolut unrichtig sind, sondern auch in unrichtigem Verhältnis zueinander stehen. Ich stelle im folgenden die von mir korrigierten Grenzen der Ionenkonzentration, zwischen denen die „Umstimmung" stattfindet, für alle untersuchten Salze in einer Tabelle zusammen (die

[1]) Wenn es zutrifft, daß für die Wurzel nur der durch ihren Körper gehende Strom in Betracht kommt (vgl. S. 146), so wird der physiologische Effekt natürlich nur von der Intensität dieses Stromes abhängen; wie eine Veränderung derselben erzielt wird — ob durch Steigerung der Leitfähigkeit des äußeren Mediums, oder durch Verminderung der Stromdichte —, muß für das Objekt egal sein. Dasselbe gilt natürlich auch für die Galvanotaxis von Paramaecium (vgl. S. 154 Anmerkung).



Ionenkonzentration pro 1000 Liter berechnet); aus gleich zu ersehenden Rücksichten sind die Verbindungen in der Tabelle in einer bestimmten Ordnung zusammengestellt.

	NH_4	Sr	Na	K	Mg	Ca
Jodid				16—22		
Sulfat	7,5—12		15—30	21—60	100—150	
Chlorid	6—10	30	18—32	60—100	40—270	
Nitrat	7	40—60	50—100	60—100	60—150	60—210
Diphosphat	12—18			120—150		

Wie man sieht, sind die Differenzen zwischen den verschiedenen Salzen bedeutend, und namentlich zeichnen sich alle Ammonsalze durch auffallend niedrige Werte aus.[1]) Verf. schließt aus seinen Zahlen, daß die „Umstimmungskonzentrationen", von einigen Ausnahmen abgesehen, in folgenden Reihen anstelligen: $J < SO_4 < PO_4 < Cl < NO_3$, und andererseits $NH_4 < (Sr) < (Mg) < Na < K$, daß also die umstimmende Wirkung eine additive Eigenschaft sei. Die Zahlen des Verf. sind indes, wie gesagt, falsch berechnet; zieht man die in der obigen Tabelle gegebenen, umgerechneten Zahlen in Betracht, so stellt sich die Sache etwas anders dar. Sowohl die Reihenfolge der Anionen wie die der Kationen ist eine etwas andere, und die Reihenfolge der Anionen ist sogar in Verbindung mit Na und K einerseits, mit NH_4 und Mg andererseits eine verschiedene. Übrigens sind, ob

[1]) In den Versuchen mit Ammoniumchlorid und -nitrat ist mir ein interessanter Umstand aufgefallen. Bei diesen Salzen, welche die niedrigsten „Umstimmungskonzentrationen" haben (0,019—0,025 % und 0,027 bis 0,030 %), ist der Verf. in seinen Versuchen bis weit über die „Umstimmungskonzentration" hinausgegangen (bis 0,530 %). Während nun bei Konzentrationen, welche die „Umstimmungsgrenze" nur mäßig übersteigen, die Wurzeln mit wenigen Ausnahmen positiv reagierten, nahm mit weiter steigender Konzentration die Zahl der reagierenden Wurzeln sukzessive ab, und bei der höchsten Konzentration war die Mehrzahl indifferent (je 4 positiv reagierende und je 6 indifferente bei beiden Salzen); in geringerem Grade war das auch in den Versuchen mit Ammoniumsulfat der Fall. Wenn meine Annahme richtig ist, daß die erhöhte Konzentration des Mediums die galvanotropischen Reizschwellen hinaufschraubt, so wäre hier, bei Steigerung der Konzentration auf das ca. 20-fache der „Umstimmungsgrenze", vielleicht der Fall erreicht, daß für die Mehrzahl der Wurzeln auch die untere Reizschwelle (diejenige für den positiven Galvanotropismus) unterschritten ist; bei noch etwas höherer Konzentration hätten dann alle Wurzeln indifferent werden müssen, und die von mir postulierte Kurve wäre in der Richtung nach links zu Ende geführt.

man nun die korrigierten oder die unkorrigierten Zahlen in Betracht zieht, jedenfalls die Differenzen in verschiedenen Reihen gar zu ungleich, die Grenzen der einzelnen Werte zu weit, die Lücken der Tabelle gar zu zahlreich, als daß es zulässig wäre, auf solches Material hin additive Eigenschaften zu statuieren. Auch die Vergleichbarkeit der einzelnen Werte untereinander ist zweifelhaft, da Verf. nicht mit einigermaßen konstanten Stromdichten arbeitete; die Stromstärke variierte in dieser Versuchsreihe von $^1/_{10}$ bis $^1/_{10000}$ Milliampère.

Eines geht aber jedenfalls aus diesen Versuchen wohl sicher hervor, nämlich daß die galvanotropische „Umstimmung“ nicht allein von der Ionenkonzentration und somit von dem Leitungsvermögen der Lösung abhängt (wie ich das oben annahm), sondern daß auch die chemische Beschaffenheit des Salzes dabei eine Rolle spielen muß; worin diese Rolle bestehen mag, bleibt zunächst ganz unklar.

Verf. teilt weiter einige Versuche mit, in denen er die Wirkung schwacher Ströme mit derjenigen bedeutend stärkerer Ströme verglich. War die Konzentration des Mediums unterhalb der „Umstimmungsgrenze“ (0,01 Proz. NH_4Cl, 0,1 Proz. KCl), so erhielt Verf. die gleichen Ergebnisse wie Brunchorst, d. h. bei starkem Strom (12—15 Milliampère) Elfving'sche (+) Krümmung bei geringem Wachstum und nachherigem Absterben der Wurzeln, bei schwachen Strömen (0,005—0,2 Milliampère) negativ galvanotropische Krümmung bei gutem Wachstum und ohne Schädigung der Wurzeln. Wenn dagegen die Konzentration des Mediums die „Umstimmungsgrenze“ überschritt (0,1 Proz. NH_4Cl, 0,5 Proz. KCl), so war die Krümmung der Wurzeln sowohl bei starken (5 und 10 Milliampère) wie bei schwachen (0,01—0,1 Milliampère) Strömen positiv[1]); während aber bei den starken Strömen die Wurzeln schlecht wuchsen und teilweise abstarben, war die positive Krümmung bei den schwachen Strömen mit keiner Schädigung der Wurzeln verbunden. Hierin differiert also die positive Krümmung bei schwachen Strömen von der Elfving'schen Krümmung und stimmt mit der negativ galvanotropischen Krümmung überein.

Eine weitere Differenz resp. Übereinstimmung ergibt das Ver-

---

1) Es ist schade, daß Verf. in diesen Versuchen nur sehr starke und ehr schwache Ströme angewandt hat, die beide positive Krümmungen (obwohl verschiedener Natur) ergaben; hätte er auch Ströme mittlerer Stärke verwendet, so würde er wohl sicher in denselben Lösungen auch negativ galvanotropische Krümmungen bekommen haben, was bis jetzt nur theoretisch postuliert werden kann.



halten dekapitierter Wurzeln. Die bei starkem Strom eintretende ELFVING'sche Krümmung wurde auch in des Verf. Versuchen durch Dekapitation nicht beeinträchtigt, selbst wenn die Wurzeln um 4 mm amputiert waren. Bei schwachen Strömen hingegen blieben die um 1—2 mm geköpften Wurzeln meist ganz gerade, sowohl in schwächeren wie in stärkeren Salzlösungen, wo sich die intakten Kontrollwurzeln negativ resp. positiv krümmten. Der positive Galvanotropismus wird also durch Dekapitation gerade so aufgehoben wie der negative, — ein Beweis mehr, daß beide gleichartige Reizerscheinungen sind.[1])

Diese letztere Folgerung gehört übrigens mir und nicht dem Verf. Dieser scheint sich nur mit Mühe und allmählich zu der Überzeugung durchzuringen, daß seine positiven Krümmungen etwas von den ELFVING'schen Krümmungen Verschiedenes sind; die Klarheit darüber, daß die letzteren keine galvanotropische Reizerscheinung sind, geht ihm ab (er spricht bei der ELFVING'schen Krümmung von „Empfindung des Reizes"), und daß die von ihm entdeckte positive Krümmung gerade so gut eine galvanotropische Reizerscheinung ist, wie die negative, wird von ihm nirgends ausgesprochen. In der „Zusammenfassung der Resultate" wird diese neue positive Krümmung sogar überhaupt nicht direkt erwähnt, — das beste Zeichen, daß die Tragweite ihrer Entdeckung dem Verf. nicht klar geworden ist.

Auch die SCHELLENBERG'sche Arbeit schließt mit einem längeren theoretischen Kapitel, in welchem die möglichen tieferen Ursachen des Galvanotropismus erörtert werden. Ferner wird hier der Versuch gemacht, den Chemotropismus auf Galvanotropismus zurückzuführen; der Chemotropismus wird nämlich bekanntlich durch das Konzentrationsgefälle des Reizstoffes veranlaßt, dieses führt aber zu Ionenwanderung und elektrischen Strömen, wobei Stromstärken von derselben Größenordnung vorkommen können, wie die vom Verf. benutzten; folglich, schließt der Verf., hat der Chemotropismus im Grunde genommen die gleiche äußere Ursache wie der Galvanotropismus und ist somit mit ihm identisch. Das klingt auf den ersten Blick ganz überzeugend, ist aber doch sicher unrichtig; denn erstens müßten nach dieser Theorie alle Elektrolyten chemotropisch reizend wirken, und zwar (wenigstens die stark dissoziierten) fast

[1]) Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß auch im Falle des positiven Galvanotropismus die Perzeptionsfähigkeit in der Wurzelspitze lokalisiert sein wird. Doch hat SCHELLENBERG darüber keine entscheidenden Versuche angestellt.

unabhängig von ihrer chemischen Natur, was gewiß nicht zutrifft; und zweitens ist festgestellt, daß die galvanotropische Perzeptionsfähigkeit in der Wurzelspitze lokalisiert ist, die chemotropische dagegen nicht. Die letztere Tatsache genügt als Beweis, daß Chemotropismus und Galvanotropismus wesentlich verschiedene Reizerscheinungen sein müssen.

Zuguterletzt macht Verf. noch ganz kurz eine interessante Mitteilung: es ist ihm gelungen durch 20 Proz. Chloroformwasser die galvanotropische Empfindlichkeit der Wurzel aufzuheben, ohne ihr Wachstum zu sistieren. Leider fehlt wieder die Angabe der Stromstärke und Versuchsdauer, sowie alles übrige Detail, so daß sich nicht beurteilen läßt, ob der Versuch genügende Beweiskraft hat. Wenn die Angabe Schellenberg's richtig ist, so liefert sie ein Analogon zu der vom Ref. (1903) konstatierten Tatsache, daß bei gewissen Mikroorganismen durch Anästhetika die chemotaktische resp. phototaktische Empfindlichkeit sistiert werden kann, während die Beweglichkeit fortdauert. Es wäre damit meines Wissens zum erstenmal gelungen eine tropistische Reizbarkeit durch Narkose früher zu unterdrücken als das Wachstum. Czapek ist für Geotropismus zum umgekehrten Ergebnis gekommen: selbst nach Sistierung des Wachstums blieb die geotropische Perzeptionsfähigkeit erhalten, was sich nach Aufhören der Narkose durch eine Nachwirkungskrümmung zu erkennen gab. Übrigens müßten die Wirkungen der Narkose auf die tropistischen Reizerscheinungen jedenfalls einmal auf breiterer Basis zusammenhängend untersucht werden.

Die Untersuchungen Schellenberg's sind sämtlich an Erbsenwurzeln ausgeführt; doch bemerkt er zum Schluß, daß die Ablenkung der Wurzeln durch schwache Ströme eine allgemein verbreitete Erscheinung ist, indem er sie bei allen untersuchten Pflanzen gefunden hat; es sind deren noch 19 aus den verschiedensten Familien.[1] Auch gibt er an Galvanotaxis bei Bakterien und Volvocineen konstatiert zu haben.

Odessa, Botanisches Laboratorium der Universität,
im Januar 1907.

---

[1]) Es wäre erwünscht, auch andere pflanzliche Objekte (Pollenschläuche, Pilzhyphen) auf Galvanotropismus zu untersuchen. Vielleicht würden sich auch oberirdische Organe höherer Pflanzen als galvanotropisch erweisen.



Nachtrag.

Nach der Absendung des vorstehenden Artikels erschien eine Mitteilung von GASSNER[1]), in der (p. 31—33) dieser Autor gelegentlich zu der Arbeit SCHELLENBERG's Stellung nimmt. GASSNER deutet die Ergebnisse SCHELLENBERG's in gänzlich verschiedener Weise, als ich es oben getan habe. Indem er SCHELLENBERG's konfuse Polbezeichnungen „sinngemäß" ändert, gelangt er zu der Meinung, daß SCHELLENBERG mit steigender Salzkonzentration einen Übergang von der ELFVING'schen Krümmung zu negativ galvanotropischer Krümmung beobachtet habe, und erklärt dies dadurch, daß mit Zunahme der Leitungsfähigkeit des Außenmediums die Stärke des die Wurzel durchfließenden Stromes abnimmt. Daß die „Umstimmungskonzentration" bei verschiedenen Salzen verschieden ist, will GASSNER einfach durch deren ungleiches Leitungsvermögen erklären; er illustriert dies durch eine Versuchsserie, aus welcher hervorgeht, daß die „Umstimmung" in Lösungen von NH_4Cl und von K_2HPO_4 bei solchen Konzentrationen eintritt, welche gleiches Leitungsvermögen haben, nämlich bei 0,02 Proz. NH_4Cl und bei 0,07 Proz. K_2HPO_4; ein spezifischer Einfluß der einzelnen Salze sei also aus SCHELLENBERG's Versuchen nicht zu entnehmen.

Bei flüchtiger Betrachtung erscheint diese Erklärung ganz plausibel, um so mehr als GASSNER für NH_4Cl zufällig dieselbe „Umstimmungskonzentration" gefunden hat, wie SCHELLENBERG (0,02 Proz.). Bei näherem Zusehen merkt man aber gleich, daß die Sache nicht stimmt. Schon die „Umstimmungskonzentration" für K_2HPO_4 ist bei GASSNER eine ganz andere als bei SCHELLENBERG (0,07 Proz. gegen 0,7 Proz.). Sodann hat GASSNER übersehen, daß SCHELLENBERG die „Umstimmungsgrenze" nicht nur in Gewichtsprozenten, sondern

---

[1]) G. GASSNER, Zur Frage der Elektrokultur. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1907, Heft 1 S. 26.

auch in Molekularkonzentration ausdrückte und auch diese bei den einzelnen Salzen sehr verschieden fand; dadurch wird Gassner's Erklärung der Salzwirkung ganz hinfällig. Endlich hat Gassner auch die Hauptsache außer acht gelassen, nämlich daß Schellenberg viel kleinere Stromdichten benutzt als Gassner selbst, Stromdichten, bei denen von Elfving'schen Krümmungen nach Gassner's eigenen Befunden gar nicht die Rede sein kann. Die Deutung, welche Gassner den Untersuchungen Schellenberg's gibt, ist also offenbar unzutreffend und beruht auf einem groben Mißverständnis.

Das Mißverständnis besteht darin, daß Gassner die Polbezeichnungen Schellenberg's verkehrt korrigiert. Gassner nimmt an, daß Schellenberg die Bezeichnungen Anode und Kathode richtig, die Bezeichnungen „positiv" und „negativ" verkehrt angewandt hat. In Wirklichkeit ist aber das Umgekehrte der Fall. Das läßt sich schon aus den Stromdichten, mit denen Schellenberg arbeitete, sicher entnehmen (wie in meinem obigen Artikel geschehen). Ganz besonders klar geht das aber aus folgender Äußerung Schellenberg's hervor, welche Gassner (p. 31 Anm. 2) zitiert: „Er (Brunchorst) findet, daß die Krümmung zur Anode ähnlich wie die Schwerkraft in der Wurzelspitze empfunden wird; dagegen wird die positive Krümmung . . .". Nun ist doch bekannt genug, daß nach Brunchorst nur beim negativen Galvanotropismus (Krümmung zur Kathode) die Empfindlichkeit in der Wurzelspitze lokalisiert ist; und dies wenigstens hätte Gassner den Schlüssel zur richtigen Deutung der Schellenberg'schen Polbezeichnung geben sollen. Durch seine Unachtsamkeit in einer ihn doch so nahe angehenden Frage hat aber Gassner nicht nur die aus Schellenberg's Arbeit sich ergebenden wichtigen neuen Schlüsse sich entgehen lassen, sondern auch die bestehende Konfusion noch arg vergrößert. Wenn schon aus der Arbeit Schellenberg's der Leser nur mit Mühe klug werden kann, so ist nach den durch Gassner eingeführten Mißverständnissen die Sache ganz und gar unklar geworden. Damit sei eine gewisse Ausführlichkeit meiner Darlegung entschuldigt. Allen denen, die sich für den Galvanotropismus der Wurzeln interessieren, ohne sich in das Studium seiner Literatur kritisch vertiefen zu können, glaube ich durch diese Klärung der entstandenen Konfusion einen Dienst zu leisten.

Odessa, im April 1907.

Zitierte Literatur.

Brunchorst, J. (1884): Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. II. Galvanotropismus. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 2, S. 204.

Brunchorst, J. (1885): Zur Frage über den sogenannten Galvanotropismus. Botanisches Centralblatt, Bd. 23 Nr. 33.

Brunchorst, J. (1889): Notizen über den Galvanotropismus. S.-A. aus Bergen's Museum Aarsberetning 1888.

Coehn und Barratt (1905): Über Galvanotaxis vom Standpunkt der physikalischen Chemie. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Bd. 5, speziell S. 7—8.

Darwin, Ch. und F. (1881): Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus.

Elfving (1882): Über eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Botanische Zeitung 1882, S. 257.

Gassner, G. (1906): Der Galvanotropismus der Wurzeln. Botanische Zeitung 1906, Heft 9/11. — Zugleich Berliner Inauguraldissertation.

Müller-Hettlingen (1883): Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. 31, S. 193.

Rothert, W. (1894): Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze. Flora, Bd. 79, S. 179 ff.

Rothert, W. (1903): Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 39.

Schellenberg, H. C. (1906): Untersuchungen über den Einfluß der Salze auf die Wachstumsrichtung der Wurzeln, zunächst an der Erbsenwurzel. Flora, Bd. 96, S. 474 ff.

Die Bildung künstlicher Molluskenschalen.

Ein Beitrag zu HARTING's Versuchen über die künstliche Herstellung von Skeletten.

Von

C. U. Ariëns Kappers,
Senckenbergisches Institut, Frankfurt a. M.

Mit 4 Abbildungen im Text.

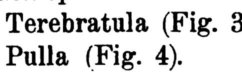
(Der Redaktion zugegangen am 23. Februar 1907.)

Schon seit längerer Zeit wurde ich getroffen durch die eigentümliche Gestalt, welche das Paraffin einnehmen kann, wenn es gerinnt.

Es ist mir nämlich wiederholt vorgekommen, daß sich dabei Formen entwickelten, welche den Molluskenschalen auffallend ähnlich sehen. Diese Formen habe ich stets als Kuriosa bewahrt, anfänglich an ein Spiel des Zufalls denkend, das hier Bildungen nachahmte, die auch in der Natur vorkommen. Als es mir aber mehrmals passierte und nicht nur eine Form, diejenige des Typus von einem Deckel des Gastropoden Turbo, auf diese Art gebildet wurde, sondern auch andere Formen in täuschend ähnlicher Form dargestellt wurden, konnte ich die Neigung nicht bezwingen, diese Sache näher zu untersuchen und habe mich zuerst an einige Zoologen gewendet, um auch ihr sachverständiges Urteil über die Form der Kunstprodukte zu erhalten. Dieselben waren womöglich noch mehr erstaunt als ich über die völlige Ähnlichkeit der Objekte mit Molluskenschalen verschiedener Typen, eine Ähnlichkeit, die nicht nur für das wenig kritisierende Auge eines Laien auffallend ist. sondern bei wissenschaftlicher Beobachtung noch sicherer wird, so daß die Bildungen sogar von einem Zoologen als Abgüsse angesehen wurden.

Professor Böttger hatte die Liebenswürdigkeit, mir die Namen der Klassen oder Tiere zu sagen, mit deren Schalen die betreffenden Bildungen übereinstimmen, es sind:

a) Lamellibranchier:
   Arca noae (Fig. 1), Malleus;
b) Gastropoden:
   Deckel von Turbo (Fig. 2);
c) Brachiopoden:
   Terebratula (Fig. 3),
   Pulla (Fig. 4).



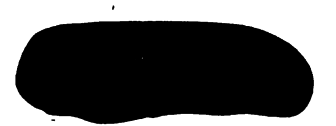
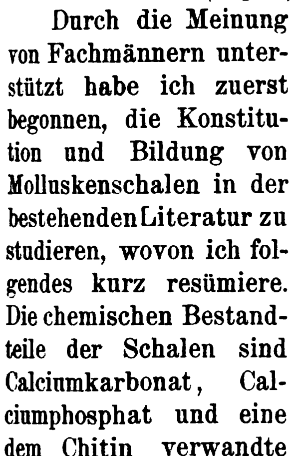


Fig. 1.



Durch die Meinung von Fachmännern unterstützt habe ich zuerst begonnen, die Konstitution und Bildung von Molluskenschalen in der bestehenden Literatur zu studieren, wovon ich folgendes kurz resümiere. Die chemischen Bestandteile der Schalen sind Calciumkarbonat, Calciumphosphat und eine dem Chitin verwandte Substanz, das Conchiolin oder Conchin. In dem physischen Aufbau kann man prinzipiell drei Schichten unterscheiden, die bei den Lamellibranchiern deutlicher ausgebildet sind als bei den Gastropoden und Cephalopoden. Die erste Schicht: das Periostracum oder Cuticula, noch bei den Lamellibranchiern am meisten vorkommend, geht doch auch dort an den älteren Teilen der Schale meist verloren. Sie entbehrt der Kalksalze.

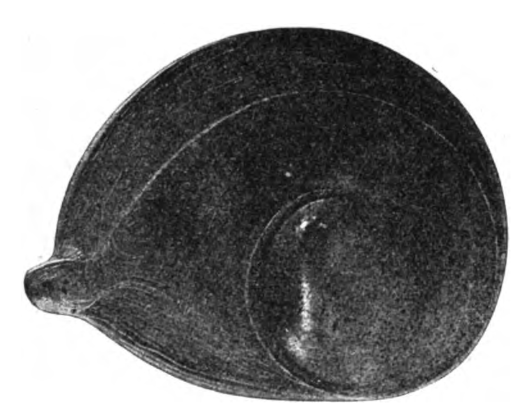


Fig. 2.





Fig. 3.



Fig. 4.

Die zweite Schicht ist die meist konstante und am stärksten

entwickelt; sie wird Porzellanschicht genannt und besteht aus kleinen Kalkprismen, die senkrecht auf der Sshalenoberfläche stehen, während auch die dritte Schicht (bei Gastropoden und Cephalopoden weniger entwickelt: Hescheler) aus Kalkblättern besteht.

Die Art, in der die Prismen der Porzellanschicht nebeneinander liegen, hat erst zu der Meinung Anlaß gegeben, daß es ein verkalktes Gewebe sei (Carperter), verkalkte Zellen, eine Auffassung aber, der schon von Harting (l. c. S. 71) widersprochen wurde. Dieser Autor, dem wir die grundlegenden Untersuchungen über die Bildung der Kalkskelette verdanken, von denen weiter unten mehr die Rede sein wird, erklärte diese Ähnlichkeit mit Zellen völlig oberflächlich.

Im Laufe der Jahre wurde denn auch diese Auffassung mehr und mehr verlassen. Obschon auch v. Nathusius und F. Müller die Schale noch als ein organisiertes Gebilde betrachten, das mit selbständigem Wachstum durch Intusseption begabt sein sollte, stimmen alle späteren Autoren (Ehrenbaum, Moynier de Villepoix, Tüllberg und Rawitz) darin überein, daß man in der Anlage der Schale nicht mit einer organisierten, zu eigenem Wachstum fähigen Substanz zu tun hat, sondern mit einem Produkt von Zellen, das, einmal von diesen Zellen gebildet, nicht mehr unter direktem Einfluß derselben steht. Ob nun das Zellprodukt als eine Sekretion (Ehrenbaum, Moynier) oder als Zerfallsprodukt der Mantelepithelien zu betrachten ist (Tüllberg, Rawitz), tut wenig zur Sache. In der anfänglich gelatin-ähnlichen Substanz der Schale kristallisieren nun die Kalksalze allmählich aus, wie schon von Bournon hervorgehoben wurde und auch Harting nachdrücklich erwähnt. Letzterer Autor betrachtete die Scheibchen, welche die Prismas zusammensetzen, als Calcosphaeriten, d. s. eigentümliche Ansammlungen von unregelmäßig ausgebildeten Kalkkristallen, oft auf organischer Basis entstanden und stellte verschiedene Experimente an über die Auskristallisation von Kalksalzen und Doppelsalzen in organischen dickflüssigen Medien, wie Gelatine, Eiweiß, Galle, Schleim von Arion rufus und andere, von denen ich einiges erwähnen will.

Das Weiße eines Hühnereies wird mit einer gleichen Menge sehr konzentrierter Chlorcalciumlösung gemischt und dann allmählich eine ebenfalls sehr konzentrierte Lösung von Kaliumkarbonat zugefügt. Nach 10 Tagen haben sich kleine Körperchen gebildet, von meist sphärischer Gestalt, welche oft aneinander gelagert sind, oder Häutchen bilden. Oft zeigen die Körperchen einen konzentrischen, nicht selten auch einen radiärstreifigen Bau. Er nennt diese Ge-

bilde, weil sie in Eiweiß entstanden sind, Calcoglobuline. Nur selten bekommt er bei diesen und ähnlichen Versuchen gut ausgebildete prismatische Kristalle.

Seine Gelatineversuche hat er oft so gemacht, daß er eine Lösung dieser Substanz auf einen Teller ausgoß und dann ein Stück Calciumchlorid auf den Rand des Gelatines stellt und vis-à-vis davon etwas Natriumkarbonat und Natriumphosphat, zusammen in Fließpapier. Nach 5 Wochen hatte sich eine Kruste entwickelt, welche bei näherer Untersuchung aus polyedrischen Körperchen besteht, ebenfalls mit radiärer und konzentrischer Streifung (zuweilen 30 Ringe). Die Ringe stimmen mit Flächen überein, welche sich bei vorsichtiger Behandlung abschälen lassen, wie Zwiebelblätter und werden von ihm als Folge eines intermittierenden Wachstums aufgefaßt, obgleich er angibt, die Ursache des Intermittierens nicht erforschen zu können (s. diesbezüglich Bechhold). Immerhin finden sich auch einige prismatische Kristalle.

Solche Versuche wiederholt er mit Blut, Zuckerlösung, Galle, Schleim und noch einigen anderen Media. Fast stets bekommt er verschiedene Formen von Calcosphäriten mit den oben erwähnten Eigenschaften und die, im polarisierten Lichte untersucht, ein schwarzes Kreuz zeigen.

Sehr frappant erscheint ihm der Erfolg, wenn er dem Calciumkarbonat Calciumphosphat beimischt, welche ja auch in der Natur meistens zusammentreten zur Bildung von Skeletten. Nicht selten beobachtete er dann Bildungen, die den Skeletten der Alcyonarien völlig ähnlich sind oder den Schuppen der Fische. Im allgemeinen findet er oft eine überraschende Ähnlichkeit mit den Kalkablagerungen. die in der lebenden Natur vorkommen. was ihn veranlaßt, Versuche über artifizielle Verkalkung von Knorpel, Ossein, Sehnengewebe und schalenlose Eier anzustellen, die ich weiter nicht erwähnen werde, obschon sie in hohem Maße interessant sind.

Nachdem er dann darauf hingewiesen hat, daß eine organische Substanz wie das frisch ausgeschiedene Conchiolin, Schleim u. a. in ihren physischen Eigenschaften den dickflüssigen Medien, die er zu seinen Versuchen gebraucht hat, sehr nahe kommen, ja teilweise auch von ihm für seine Experimente gebraucht wurden, unterwirft er die organischen kalkhaltigen Gebilde: Perlen, Otholithen, Eierschalen, die Coccolithen von Huxley (Coccospheren von Wallich), das Skelett der Foraminiferen, Alcyonarien, Echinodermen, die Schale der Mollusken einer genauen Betrachtung und kommt zu der Überzeugung, daß hier dieselben physischen und chemischen Prozesse

eine Rolle spielen, welche auch seine Experimente beherrschten, daß also die Bildung dieser Skeletteile erklärt werden kann und muß nach rein physischen und chemischen Erfahrungen.

Diese Beobachtungen Harting's sind nun in letzter Zeit mehrmals bestätigt.

Einerseits ist die Meinung über die Bildung der Protozoenskelette (Dreyer), derjenigen der Echinodermen (Haeckel, Rhumbler, Bütschli) und der Mollusken (s. o.) in letzter Zeit auf Grund von Beobachtungen mehr und mehr entscheidend geworden für eine Art Kristallisationsprozeß, auf den die lebenden Zellen keinen direkten Einfluß mehr haben. Vor einigen Jahren hat Steinmann einige Versuche Harting's wiederholt und konnte sogar Auskristallisation von Calcosphäriten bekommen aus Eiweiß, dem er nur Calciumchlorid zusetzte. Das später in den Calcosphäriten vorhandene Karbonat wird dann als Faulungsprodukt aus dem Eiweiß dem Calcium zugefügt.

Andererseits haben die Untersuchungen, die in letzter Zeit über die Struktur und sonstigen physischen Eigenschaften der Molluskenschale angestellt sind, die kristallische Natur derselben völlig sichergestellt. In letzterer Beziehung verdienen zwei Arbeiten Biedermann's besonderer Erwähnung, worin er die Bestandteile der Schale verschiedener Mollusken einer sehr genauen Prüfung unterzog, sowie ihre Entstehungsweise und Regeneration untersuchte. Im Anschluß an Bournon und Moynier sieht er in der jungen periostrakalen Flüssigkeit die erste Anlage der Prismenschicht als kleine Kalkkörner auskristallisieren, die anfänglich nur aus Calciumphosphat bestehen, dem sich später Calciumkarbonat zufügt. Immer legt sich durch Apposition mehr feste Substanz an, so wie ein Kristall in einer Lösung wächst. Dadurch bilden sich die konzentrischen Schichten, die auch in den ausgewachsenen Prismen zu sehen sind. Die Substanz dieser Prismen zeigt physisch eine ganz bestimmte innere Struktur, indem doppelbrechende Elemente in radialen Reihen zentrisch um die Achse, resp. den Mittelpunkt der Plättchen angeordnet sind. Alle Radien des Querschnittes sind optisch gleichwertig und verhalten sich so, als ob der nämliche Radius im Kreis herum geführt wäre. „Es ist dies die Struktur, wie sie Sphärokristallen mit anisotropen Elementen allgemein zukommt“ (Biedermann).

Wie Harting faßt auch er jedes Prisma auf „als eine Säule von übereinander geschichteten scheibenförmigen Sphärokristallen“

(s. o.). Dies gilt sowohl für die Lamellibranchier als die Gastropoden. Die Regenerationsbilder der Schale von Helix zeigen ebenfalls die sphäritische Beschaffenheit. Stets macht der ganze Prozeß den Eindruck einer Kristallisation und wo man reine Kristalle bekommt, gehören diese dem Rhomboidalensystem an, oder sind nahe verwandt damit. Die spärlich übrigbleibende organische Substanz findet sich hier und dort noch zwischen den Prismen. Biedermann spricht sich denn auch, wie schon Moynier und Steinmann es taten, für die Auffassung Harting's aus und betrachtet die Bildung der Schalen als einen rein physischen Prozeß.

Schließlich bemerkt Biedermann, daß s. E. dieselbe Calcosphäriten-Bildung, die man natürlich und experimentell in dickflüssigen organischen Medien auftreten sieht, auch ohne jeglichen Zusatz von organischer Substanz möglich ist.

Im Anschluß an diese Tatsachen interessierte es mich natürlich sehr, wie eine chemisch so ganz verschiedene Substanz wie das Paraffin dieselben Gebilde hervorrufen kann als die, welche in der Natur aus Calciumkarbonat und Calciumphosphat aufgebaut werden.

Die Vermutung, daß in physischer, namentlich in kristallographischer Hinsicht eine Übereinstimmung zwischen den genannten Substanzen bestehen muß, lag nahe und wurde auch bestätigt.

In erster Linie sei erwähnt, daß das Paraffin auch zur Kristallisation fähig ist.

Nach den alten Angaben Anderson's ist die Hälfte des gewonnenen Paraffins kristallinisch und eine weitere Untersuchung der Kristallmasse hat ergeben, daß diese nur selten zu größeren regelmäßig gebauten Kristallen auswächst, daß die letzteren meistens klein sind, nur mikroskopisch zu definieren und nicht selten feine Blätter bilden, oder sich gebogen und gekrümmt vortun. Die regelmäßigen Kristalle gehören dem rhombischen System an und sind doppelbrechend.

Es teilt das Paraffin mit den genannten Kalksalzen die Eigenschaft, daß es leicht Sphärokristalle bildet, wenigstens Unregelmäßigkeiten in dem Wachstum, die zu denselben Anomalien wie die Sphärolithenbildung gehören (O. Lehmann).

Das Faktum, daß man bei der Art, wie die Kalksalze sich in dem ursprünglichen Mantelschleim befinden, sowie bei den Versuchen Harting's mit einer Lösung zu tun hat, während der flüssige Zustand des Paraffins eine Schmelzung ist, macht für die Nebeneinandersetzung der beiden Fälle nichts aus, denn die Auskristallisation aus

einer Lösung findet prinzipiell in derselben Weise statt, wie die Erstarrung aus einer geschmolzenen Masse (Lehmann).

Ja, es haben sogar die Umstände, unter welchen die Kristallisation in beiden Fällen stattfindet, einen eben für die Bedingung der Kristallform sehr wichtigen Faktor gemein, n. l. die zähe Konsistenz der Stammflüssigkeit. Ich werde über diesen Punkt etwas mehr sagen müssen, weil eben der Grad der Viskosität für die Art der entstehenden Kristalle entscheidend ist, wie zuerst von Behrens und Kuhlmann betont wurde, von dem erstgenannten Autor, was die Form der auszubildenden Einzelkristalle anbelangt, von dem zweiten, was ihre Zusammenfügung, sog. Sphärolithenbildung betrifft.

Die Form, die ein Krystall annimmt bei seiner Entstehung, aus einer Lösung oder aus einem Schmelzflusse, ist nämlich mehr oder weniger abhängig von dem Widerstande, den ihre Teilchen bei dem Wachstum finden.

In Lösungen ist dieser Wachstumswiderstand desto größer, je mehr viskös die Lösung ist.

Ein Beispiel, aus Lehmann's Molekularphysik entnommen, möge dies verdeutlichen: Das Orthoquecksilberditotyl kristallisiert aus dünnen Lösungen in seiner gewöhnlichen Form aus; werden aber der Kristallisation Schwierigkeiten entgegengesetzt, indem man die Lösung durch Zusatz von Kolophonium stark verdickt, dann entstehen stark gekrümmte Kristalle, manche sind sogar fast kreisförmig gebogen. Die Endfläche der Kristalle hat meist eine solche Lage, daß der auf dieser Fläche beim Wachsen resultierende Druck geeignet wäre, eine Krümmung in dem Sinne hervorzurufen, wie sie tatsächlich beobachtet wird, wenn auch das Entgegengesetzte wohl einmal vorkommt.

Bei der Unvollkommenheit aber, in der sich die Endflächen ausbilden, ist es oft recht schwierig, die Entscheidung darüber zu treffen und es ist auch sehr wohl möglich, daß die vordere Endfläche, so lange die Kristalle noch sehr dünn sind, eine andere Lage hat als nach der Verdickung.

Aber nicht nur auf das Wachstum der Einzelkristalle, auch auf ihre Zusammenfügung zu Konglomeraten hat die Dickflüssigkeit einen großen Einfluß.

Das Resorcin und das Nitroorthotoluidin liefern gute Beispiele dafür. Aus dünner Lösung kristallisieren sie in gewöhnlicher Weise aus. Das Resorcin bildet aber aus dicker Lösung von Kolophonium auskristallisierend, Sphärokristalle, und die zweite Substanz tut dasselbe, wenn ihrem Medium Canadabalsam beigefügt wird. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß ferner alle Versuche Harting's in diese zweite Rubrik von Wachstumsanomalien fallen.

Gerade wie nun die große Viskosität einer Lösung Eigentümlichkeiten in Einzelwachstum und in der Zusammenfügung hervorruft, tun es auch Schmelzmassen.

Wenn eine geschmolzene Substanz weit über ihren Schmelzpunkt erhitzt ist, ist die geschmolzene Masse meistens ziemlich dünnflüssig. Sobald aber die dünnflüssige Schmelzmasse abgekühlt wird, um sie erstarren zu lassen, wird sie erst dicker, d. i. mehr viskös und für die dann bei eintretender Erstarrung zuerst erstarrenden Teilchen ist ein ziemlich großer Widerstand geschaffen, so daß ein Faktor für unregelmäßige Ausbildung der Endflächen gegeben ist, und damit die Möglichkeit der Entstehung gebogener Kristalle.

Zu gleicher Zeit wird aber, gerade wie bei dickflüssigen Lösungsmedien, die Sphärolithenbildung dadurch hervorgerufen.

Daß die erste Anomalie, die Bildung ungleicher Endflächen ev. mit Krümmungen der Kristalle auch bei Schmelzungen auftreten kann, wird, außer durch die schon oben erwähnten gekrümmten Paraffinplättchen, sehr schön bewiesen durch die labile kristalline Modifikation des Schwefels, die man erhalten kann durch rasche Abkühlung einer geschmolzenen Schwefelmasse zwischen Objektträger und Deckglas, und welche eine ausgesprochene, mehrmals in sich selbst spiralig eingerollte Form zeigt.

Ein sehr sprechendes Beispiel der zweiten Möglichkeit, der erleichterten Sphärolithenbildung, gibt das Chlorzink (Lehmann).

Wenn man eine Masse Chlorzink nimmt und diese überschmilzt, dann kristallisieren sehr schöne und regelmäßige Kristalle aus, solange die Temperatur der Schmelzmasse im allgemeinen viel oberhalb des Schmelzpunktes ist.

Bei der stärkeren Abkühlung aber wird die Schmelzmasse mehr dickflüssig, mehr viskös und durch den größeren Widerstand, der jetzt den weiter entstehenden Kristallen entgegengesetzt wird, entstehen Sphärolithen: kugelförmige oder blätterförmige Ansammlungen von abnormal gebildeten Kristallen.

Es ist nach diesen Auseinandersetzungen also nicht mehr zweifelhaft, daß auch bei Erstarren von Schmelzmassen die bei dicken Lösungen stattfindenden Anomalien der Kristallisation sich zeigen können:

1. ungleichmäßige Bildung von Endflächen der einzelnen Kristalle mit Krümmung,

2. abnormale Konglomeration der Kristalle: Sphäritenbildung.

Die Frage ist jetzt, wie liegen diese Faktoren bei dem Paraffin.

Daß das Paraffin beim Auskristallisieren aus einer Acetonlösung mancherlei Strukturabnormalitäten im obenerwähnten Sinne zeigen kann, wird schon von Lehmann erwähnt und im Anschlusse an das, was uns die Kristallographen von der Übereinstimmung zwischen Schmelzflüssen und Lösungen lehren, dürfen wir schließen, daß dieselben Anomalien auch bei der Erstarrung auftreten können, wie auch die mikroskopische Untersuchung lehrt.

Sogar ist die rasche Abkühlung, welcher man beim Paraffin immer wegen der Einbettung für histologische Zwecke nachstrebt, sehr förderlich für die besprochenen Bildungen.

Wenn es nämlich langsam gekühlt wird, so ist die Möglichkeit, daß an einzelnen Stellen eine ziemlich hohe Temperatur des Schmelzflusses noch vorhanden ist, während die Kristallisation an anderen Stellen schon angefangen hat, ziemlich groß, und ist daher eine Auskristallisation in mehr reinen grobkristallinischen Formen (s. o.) wahrscheinlich. Daher kommt es auch, daß die Erfahrung den Histologen gelehrt hat dies zu vermeiden und für Einbettungszwecke so schnell als möglich abzukühlen, was auch in den Fällen geschehen ist, die zur Entstehung der schalenähnlichen Formen Anlaß gaben

Bei schneller gründlicher Abkühlung doch ist das Bestehenbleiben einer höheren Temperatur an irgend einer Stelle ausgeschlossen und findet die Auskristallisation also in einem dickflüssigen Medium statt. Dadurch haben die Kristalle eine viel größere Neigung, klein und unvollkommen in ihrer Ausbildung zu bleiben und zusammenzubacken zu eng aneinander schließenden Gruppen; Sphäriten. Jeder Histologe freut sich dann über das gleichmäßig Kompakte der Gerinnung, die alle Gewebslücken ausfüllt; für unsere Frage aber hat es die Bedeutung, daß Bildungen hervorgerufen sind, wie Harting sie zuerst aus anderen Substanzen experimentell darstellte und wie die Natur sie schafft in ihren aus schleimig-viskösen Medien entstehenden Skeletten.

Es lassen sich also die Formen, die das Paraffin mir mehrmals gezeigt hat, ohne Schwierigkeit in Übereinstimmung bringen mit der Harting'schen Lehre, und liefern sie wegen der großen chemischen Differenz zwischen Paraffin und Kalksalzen den besten Beweis, daß hauptsächlich die physischen — nicht die chemischen — Faktoren die Skelettformen der Molluskenschalen bedingen, sowohl diejenige der Lamellibranchiaten, als der Gastropoden. Zu gleicher Zeit aber geben sie die Bestätigung von den Worten dieses holländischen Naturkenners, wo er, nach Mitteilung seiner Befunde, sagt: „. . les résultats ainsi obtenus pourront peut-être servir à expliquer

la formation d'autres produits organiques, qui ne contiennent pas de la chaux mais dont la naissance implique aussi le passage de l'état fluide àl' état solide“ (l. c. S. 4).

Es liegt nahe, jetzt einige Erscheinungen zu besprechen, welche die Molluskenschalen, namentlich die der Gastropoden, darbieten und zu versuchen, auf Grund ihrer auch hier verteidigten visko-kristallinischen Herkunft einige Eigentümlichkeiten zu erklären.

Ich entnehme dem Lehrbuche von Lang, worin die Mollusken von Hescheler bearbeitet wurden, die folgenden Sätze:

„Die meisten Gastropoden besitzen einen rechtsgewundenen Eingeweidesack und entsprechende Schale. Diese Windungsrichtung wird dadurch bestimmt, daß der Eingeweidesack und die Schale sich ursprünglich auf die linke Seite und dann immer mehr nach hinten neigten. Weshalb die linke Seite die bevorzugte war, läßt sich natürlich nicht sagen. Ebensogut konnte sich die Schale zuerst auf die rechte Seite und von da aus sukzessive nach hinten neigen. Die Asymmetrie hätte dann gerade die entgegengesetzte werden müssen.“ Dann erwähnt der Verfasser, daß es auch Gastropoden gibt, die immer linksgewunden sind, mit einer dieser Windungsrichtung entsprechenden Lage der asymmetrischen Organe (z. B. Neptunea contraria), ferner Tiere, die indifferent rechts oder links gewunden sind mit entsprechender Organasymmetrie (Bulimus perversus) und schließlich falsch gewundene, wo die asymmetrischen Organe ein der Schalendrehung umgekehrtes Verhalten zeigen und wovon wieder die falsch-rechtsgewundenen die häufigsten zu sein scheinen. Angesichts der nicht erklärten am meisten verbreiteten Rechtswindung der Schale läßt sich nun fragen, ob das nicht seine Ursache finden kann in den physischen — kristallographischen — Eigenschaften der sich bildenden Schalensubstanz, ob deren kristallinische Form die Rechtsdrehung des Skelettspirales inkludieren kann, an welche die Körperorganisation sich dann als hereditäre Adaptationserscheinung angepaßt hat.

Auch ließe sich fragen, ob nicht geringe Modifikationen in der Ausbildung der ersten Schalenkristalle einen dauernden Einfluß haben könnten auf das abwechselnde Rechts- oder Linksgewundensein derselben Schalensorte.

Mir wurde von einem Conchyologen das eigentümliche Faktum mitgeteilt, daß eine Schneckensorte gefunden wurde, welche auf dem einen Ufer eines Baches rechts-, und auf dem anderen Ufer linksgewunden war. Auch die Heterostrophie, die man zuweilen be-

obachtet, wäre vielleicht dadurch zu erklären, daß der Kristallisationsmodus, und mit ihm die Drehrichtung sich ändert während der Bildung der Schale. In der Kristallographie liegen viele Beispiele vor von Veränderung der Windungsrichtung bei Trichitenbildung, während wir andererseits wissen, daß die allererste ausgeschiedene Schalensubstanz eine andere ist als die später kommende.

Freilich scheint ja die chemische Beschaffenheit — eben nach den Erfahrungen mit dem Paraffin — nicht den Haupteinfluß zu haben. Es ließe sich aber denken, daß, wenn eine zugetretene Substanz kristallographisch in ein anderes Gebiet gehört, dies seinen Einfluß in der erwähnten Weise geltend machen könnte.

Ich überlasse es aber lieber den Fachmännern, zu beurteilen, inwiefern sich diese Sachen applizieren lassen, nur möchte ich auf eine Möglichkeit hinweisen, die bis jetzt, insofern ich sehe, in keinem Lehrbuch beachtet wurde, wie überhaupt die ganze Harting'sche Lehre noch zu wenig bekannt ist.

Die beigefügten Abbildungen sind nicht schön geworden, weil sich das glänzende Paraffin schlecht eignet zur Photographie. Die Originale stelle ich jedem gerne zur Verfügung.

Literatur.

Harting, P., Recherches de Morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Amsterdam 1872.

Steinmann, G., Über Schalen- und Kalksteinbildungen. Bericht über einen Vortrag gehalten in der Sitzung der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. 15. Mai 1889. Ber. d. Naturforschenden Gesellschaft Freiburg i. B. Bd. IV.

Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Mollusken-Schalen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 36. 1902.

Biedermann, W., Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Mollusken-Schalen. Zeitschrift für Allgemeine Physiologie Bd. 1. 1903.

Bechhold, H., Strukturbildung in Gallerten. Zeitschrift für physikalische Chemie; Bd. 52. 1905.

Lehmann, O., Molekularphysik. Teil I.

Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (Hescheler: Mollusca). 2. Aufl., Jena 1900.

Der Atmungsmechanismus der Fische.

Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atemrhythmus.

Von

S. Baglioni.

(Aus der physiologischen Abteilung der zoologischen Station zu Neapel.)

Mit 6 Tafeln und 7 Textfiguren.

(Der Redaktion zugegangen am 5. März 1907.)

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

Die bisherigen Untersuchungen über die Atembewegungen der Fische sind auffallend spärlich gewesen und außerdem widersprechen die dabei von den verschiedenen Forschern gewonnenen Ergebnisse dermaßen einander, daß es unmöglich ist, auf Grund derselben eine befriedigende Lehre des Mechanismus der Fischatmung auszubauen.

Zuerst haben sich naturgemäß die Zoologen mit dem Gegenstand beschäftigt. Dabei stellten sie eine Theorie auf, die von Buch zu Buch für Jahrzehnte fortgepflanzt noch heute als richtig anerkannt und wiederholt wird, die aber nicht immer, ja sogar in den meisten Fällen nicht zutrifft, weil sie eben mehr aus der spekulativen als aus der objektiven Analyse entstand. Diese Lehre findet ihren kurzgefaßten Ausdruck in der naheliegenden Annahme, daß die Fische das Atemwasser vom Maul in die Kiemenhöhle weiterbefördern, wie das Futter in den Magen, d. h. durch Schluckbewegungen (eine Art von

Deglutition: Duvernoy, Milne-Edwards [1]), Bergmann und Leuckart u. a. m.). Zuerst tritt das Wasser in die Mundhöhle durch Erweiterung derselben ein, bei geöffnetem Maule und Verschließung der eigentlichen Kiemenausgänge. Darauf wird in einem zweiten Akt durch Verengerung der Mundhöhle mit geschlossenem Maule das Wasser in die Kiemenhöhle getrieben.

Mit Paul Bert, wenn wir von den hier kaum in Betracht kommenden Untersuchungen von Flourens [2]) absehen, beginnt die physiologische Bearbeitung des Gegenstandes. Er stellte seine Untersuchungen an Süßwasserfischen (Cyprinus barbus) an unter Anwendung der graphischen Methode und glaubt die herrschende Theorie der Zoologen widerlegt zu haben. Trotzdem blieben seine Untersuchungen zum großen Teil unberücksichtigt.

In neuerer Zeit veröffentlichten andere Forscher (van Rynberk, François-Franck, Kuiper) weitere einschlägige Untersuchungen, deren Ergebnisse wiederum mit den älteren Anschauungen kaum im Einklang stehen. Auf die Besprechung dieser und

---

[1]) Milne-Edwards beschreibt folgendermaßen den Atemmechanismus der Fische: „Le mécanisme à l'aide duquel l'eau se renouvelle dans l'intérieur de l'appareil respiratoire est facile à comprendre. C'est par la bouche que l'inspiration a lieu; puis, à l'aide d'un mouvement analogue à celui de la déglutition, la gorgée de liquide introduite dans cette cavité en est expulsée, mais au lieu de descendre vers l'estomac, comme dans la déglutition proprement dite, elle passe à travers les ouvertures pharyngo-branchiales pratiquées de chaque côté au plancher de l'arrière-bouche. L'eau ainsi poussée dans la cavité respiratoire descend entre les branchies, en baigne la surface, puis est expulsée au dehors par les ouvertures des ouïes.“ Merkwürdigerweise gibt Milne-Edwards in der darunterstehenden Note eine andere, dieser ganz widersprechende Atemform an, ohne den Widerspruch überhaupt hervorzuheben. Er zitiert nämlich folgendermaßen eine Stelle der Abhandlung von Flourens: „Si l'on examine un Poisson qui respire dans l'eau, dit ce physiologiste, on distingue bientôt les deux mouvements principaux qui constituent sa respiration, et que Duverney a si bien marqués. Dans l'un, toutes les parties de l'appareil, la bouche, la gorge, l'arcade palatine, les opercules, les rayons et la membrane branchiostéges, les arcs branchiaux, s'élargissent et se dilatent; l'eau entre par la bouche, et c'est l'inspiration. Dans l'autre, toutes ces parties se resserrent, se rapprochent, se rétrécissent; l'eau, pressée de toutes parts, sort par l'ouverture des ouïes, et c'est l'exspiration.“ Dabei ist aber nicht die geringste Andeutung eines Deglutitionsvorganges: die Annahme Duverney's entspricht indessen vielmehr der Wirklichkeit, als die der Deglutition, wie wir sehen werden.

[2]) Flourens untersuchte vor allem die Bewegungen der Kiemenbögen und die Ursachen des Todes der außer dem Wasser in die Luft gebrachten Fische.



anderer bisher publizierter Abhandlungen werde ich später in vorliegender Mitteilung bei Gelegenheit zurückkommen.

Im folgenden will ich nun hauptsächlich eine Reihe eigener Untersuchungen mitteilen, die ausnahmslos an marinen Fischarten vergleichend und systematisch im Laufe des vergangenen Sommers und Herbstes (von Juli bis Dezember 1906) in der physiologischen Abteilung der zoologischen Station zu Neapel ausgeführt wurden. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen führen zu z. T. wesentlich verschiedenen Anschauungen über den Atemmechanismus der Fische, als die meiner Vorgänger. Der Grund hiervon ist, wie wir sehen werden, in dem Umstande zu suchen, daß die früheren Forscher den Fehler begangen haben, für alle Fische (Teleostier) einen einheitlichen Atemtypus ohne Unterschied anzunehmen, außerdem haben sie einen Abschnitt des Atemapparates der Fische (das Branchiostegalorgan) beinahe völlig außer acht gelassen, weil sie eben Fischarten (meistens Süßwasserfische) untersucht haben, bei deren Atembewegungen dieses Organ wenig auffallend eingreift.

Von der Tatsache ausgehend, daß die Atembewegungen und überhaupt die Mechanik der Atmung nur den peripherischen Ausdruck einer normalen rhythmisch ablaufenden (reflektorischen oder automatischen) Tätigkeit eines bestimmten Abschnittes des Zentralnervensystems darstellen, habe ich ferner in meinen Untersuchungen die Rolle des Zentralnervensystems bei der Atmung der Fische näher festzustellen gesucht, indem ich zunächst einige für die Lehre der nervösen Atemmechanik besonders wichtige Reflexe bestimmt habe, welche anscheinend einen integrierenden Bestandteil des Atemzyklus der Fische repräsentieren und die hier ebenfalls mitgeteilt werden sollen.

Der Einfluß verschiedener äußerer Faktoren, wie z. B. erhöhter Temperatur, des Sauerstoffmangels, die sich für die Atmung der übrigen Wirbeltiere als ebensoviele Ursachen von Dyspnoeerscheinungen erwiesen haben, bildete den Gegenstand besonderer Untersuchungen, deren Ergebnisse hier ebenfalls besprochen werden sollen. In dieser Hinsicht ist der Umstand hervorzuheben, daß man bisher auf Grund der Untersuchungen von Schönlein und Willem, sowie von Bethe geneigt war, den Fischen (Selachier) eine Ausnahmestellung den übrigen Tieren gegenüber zuzuschreiben, unter der Annahme, daß sie keine Dyspnoeerscheinungen bei Sauerstoffmangel zeigen, obwohl schon vorherige Untersuchungen von Hoppe-Seyler und Duncan (Teleostier des Süßwassers) nicht nur die Möglichkeit von Dyspnoe infolge von O_2-Mangel bei Fischen nachgewiesen, sondern auch

genau quantitativ bestimmt hatten, bis zu welchem Grade der Sauerstoffgehalt des Wassers sinken mußte, damit die darin lebenden Fische die ersten Atemstörungen zeigten. Es läßt sich zeigen, daß die Untersuchungen von Schönlein und Willem und von Bethe nicht fehlerfrei waren, und daß tatsächlich gerade die Fische (Teleostier und Selachier) eine ganz ausgesprochene Tendenz besitzen, nach allen möglichen auch geringfügigen experimentellen Eingriffen Dyspnoeerscheinungen zu zeigen.

Die Behandlung des umfangreichen Stoffes, der im folgenden besprochen wird, habe ich in einer möglichst rationellen Weise eingeteilt, um die Verständlichkeit der Beobachtungen und der Betrachtungen zu erleichtern und zu gleicher Zeit den natürlichen objektiven Verhältnissen der Sachlage treu zu bleiben, vom Speziellen zum Allgemeinen hinaufsteigend.

Wir werden in der Tat sehen, daß die äußeren peripherischen Vorrichtungen des Atemapparates der Fische spezielle Vorrichtungen darstellen, die den besonderen Erfordernissen der Wasseratmung genau entsprechen und welche mithin keine Vergleichung mit den Atemvorrichtungen der übrigen luftatmenden Wirbeltiere mit Aussicht auf Erfolg zulassen. Außerdem gibt es noch eine weitere Differenzierung der physikalischen Atemmechanismen in bezug auf die verschiedenen betrachteten Fischarten (Knorpelfische und Knochenfische, und von jeder Gruppe verschiedene Atemtypen): Änderungen, die wohl nur als verschiedenartige sekundäre Modifikationen eines und desselben Grundtypus (der, wie gesagt, die wasseratmenden Fische von den luftatmenden Wirbeltieren scharf auszeichnet) aufzufassen sind, und welche in einem gewissen Zusammenhang mit den verschiedenen biologischen äußeren Bedingungen (dem sog. Habitat) stehen, an die die verschiedenen Fischarten sich angepaßt haben.

Infolgedessen habe ich die Besprechung dieses speziellen Teiles vorausgeschickt.

Da aber andererseits auch der so spezielle Atemrhythmus der Fische von einem allen Tieren gemeinsamen zentralen Organ, nämlich dem Zentralnervensystem, geregelt und ausgelöst wird, so gibt es auch hier allgemeine Eigenschaften, die sowohl den verschiedenen Fischen, wie auch den übrigen luftatmenden Wirbeltieren gemeinsam sind, und welche den peripheren Ausdruck der Tätigkeit der Atemzentren repräsentieren.

Es sind gerade diese allgemeingültigen Eigenschaften des Zentralnervensystems (Atemzentren), die den Anhänger der Richtung

der allgemeinen Physiologie im Studium unseres Faches, wie sie hier vertreten ist, am meisten interessiert, und welche durch Vergleichung der besonderen vorliegenden Tatsachen mit den an den Landwirbeltieren bekannten festzustellen sind. Zur Erkenntnis derselben gelangt man aber erst, nachdem die speziellen Verhältnisse der untersuchten Tierformen näher kennen gelernt wurden, wenn man nicht die Gefahr einseitiger, allzu schematischer und mithin sehr oft unzutreffender Verallgemeinerungen laufen will, die mehr der Spekulation als der Wirklichkeit entsprechen.

Auf den speziellen Teil habe ich deshalb den allgemeinen Teil folgen lassen.

A. Spezieller Teil.

II. Untersuchungsmaterial und Methodik.

Vor allem war ich bemüht, meine Untersuchungen möglichst auf alle Hauptformen auszudehnen, die im Neapeler Golf vorkommen und am Leben zu erhalten sind, weil ich schon bei den ersten Beobachtungen einsah, daß es tiefgehende Unterschiede zwischen den einzelnen Fischarten in bezug auf ihre Atembewegungen gibt. Hier folgt die Liste der von mir untersuchten Fische. Die Einteilung ist hauptsächlich nach Günther gegeben.

I. Unterklasse: **Palaeichthyes.**

1. Plagiostomata.

A. Selachoidei: Haie.

Familien:	Scylliidae	Scyllium catulus.
		Scyllium canicula.
	Mustelidae	Mustelus laevis.
	Squatinidae	Squatina angelus.

B. Batoidei: Rochen.

Familien:	Torpedinidae	Torpedo ocellata.
		Torpedo marmorata.
	Rajidae	Raja asterias.
	Trygonidae	Trygon pastinaca.
	Myliobatidae . . .	(Myliobatis bovina).[1]

[1]) An denjenigen Arten, die hier in Klammern angegeben werden, konnten nur gelegentliche und vereinzelte Beobachtungen gemacht werden.

II. Unterklasse: **Teleostei.**

1. Ordnung: Acanthopterygii.

I. Acanthopterygii perciformes.

Familien:	Percidae	Serranus scriba.
		Serranus cabrilla.
		(Serranus hepatus).
		(Polyprion cernium).
	Mullidae	(Mullus surmuletus).
	Sparidae	(Chrysophrys aurata).
	Scorpaenidae . . .	Scorpaena porcus.
		Scorpaena scrofa.
		Scorpaena ustulata.

V. Acanthopterygii sciaeniformes.

Familien:	Sciaenidae . . .	Corvina nigra.

VIII. Acanthopterygii cotto-scombriformes.

Familien:	Stromateidae . . .	Stromateus fiatola.
	Trachinidae . . .	Trachinus draco.
		(Trachinus vipera).
		Uranoscopus scaber.
	Pediculati	Lophius piscatorius.
	Cottidae	Trigla corax.
	Cataphracti . . .	Dactylopterus volitans.

IX. Acanthopterygii gobiiformes.

Familien:	Gobiidae	Gobius paganellus.
		(Gobius cruentatus).

X. Acanthopterygii blenniiformes.

Familien:	Cepolidae	Cepola rubescens.
	Blenniidae . . .	Blennius gattorugine.
		Blennius ocellaris.

2. Ordnung: Acanthopterygii pharyngognathi.

Familien:	Labridae	Crenilabrus pavo.
		Labrus turdus.
		Labrus festivus.

3. Ordnung: Anacanthini.

I. Anacanthini gadoidei.

Familien: Ophidiidae . .	Fierasfer acus.
	Ophidium barbatum.
Gadidae . . .	Motella tricirrata.

II. Anacanthini pleuronectoidei.

Familien: Pleuronectidae .	Solea impar.
	Solea monochir.
	Solea lutea.
	Rhombus laevis.
	Arnoglossus.

4. Ordnung: Physostomi.

Familien: Muraenidae . .	Conger vulgaris.
	Muraena helena.
	Sphagebranchus coecus.

5. Ordnung: Lophobranchi.

Familien: Syngnathidae .	Syngnathus acus.
	(Siphonostomus Rondeletii).
	Hippocampus brevirostris.
	Hippocampus guttulatus.

6. Ordnung: Plectognathi.

Familien: Sclerodermi . .	Balistes capriscus.

Von den angegebenen Fischarten dienten zu den vorliegenden Untersuchungen meist mehrere Individuen und zwar erwachsene wie jugendliche Formen. Während der Versuchszeit (wie gesagt, etwa 6 Monate) lebten sie in drei großen Aquarien verteilt, in denen sich beständig das Seewasser unter sehr günstigen Durchlüftungsbedingungen erneuerte. Die Wassertemperatur wurde regelmäßig jeden Tag bestimmt und schwankte von einem Maximum von 26 ° C (im Juli) bis zu einem Minimum von 14 ° C (im Dezember). Außerdem wurde dafür Sorge getragen, daß die verschiedenen Tierformen sich während der Gefangenschaft möglichst unter gleichen normalen Verhältnissen der Umgebung wie im freien Meer befanden. So wurde das eine Aquarium, welches Fische enthielt, die (wie z. B. Uranoscopus, Sphagebranchus, Torpedo, Raja, Squatina usw.) sich im Sand eingraben, mit feinem Meersand versehen, in dem tatsächlich die genannten Formen, gewöhnlich versteckt, weiter lebten. Das andere Bassin, welches für Fische bestimmt wurde, die (wie Scorpaena, Labrus, Blennius, Gobius,

Trachinus usw.) auf dem Boden des Meeres oder auf den Felsen ihren natürlichen Aufenthaltsort besitzen, wurde ebenfalls mit Meersteinen versehen. Ferner wurde natürlich dafür gesorgt, daß die Tiere regelmäßig und passend gefüttert und ihre Aquarien oft gereinigt wurden.

Niemals wurden die Tiere an demselben Tage für Versuche verwendet, an dem sie vom Fang gebracht wurden. Die Fische zeigen nämlich ausnahmslos unter diesen Umständen schwere funktionelle Störungen im Gebiete des Zentralnervensystems (darunter immer Dyspnoeerscheinungen), wodurch sie manchmal nach 1—2 Tagen Gefangenschaft zugrunde gehen. Infolgedessen ließ ich sie sich erst einige Tage in meinen Aquarien erholen und als sie normales Verhalten (spontanes Fressen beim Füttern) zeigten, wurden sie zur Beobachtung verwendet. Es ist nämlich ein Versuchsfehler, an frisch gefangenen Fischen Untersuchungen über die Tätigkeit ihres normalen Zentralnervensystems anzustellen und wir werden sehen, daß sehr wahrscheinlich die älteren Forscher keine Dyspnoeerscheinungen infolge von experimentellen Eingriffen (Sauerstoffmangel) feststellen konnten, weil sie eben an schon für sich dyspnoischen (weil frisch gefangenen) Fischen ihre Untersuchungen anstellten. Im allgemeinen sind die Fische überaus empfindlich gegen alle Sinnesreize: man kann sich einem normalen Fische kaum nähern, ohne daß seine Atemtätigkeit gehemmt bzw. beschleunigt wird. Ich habe allzu oft gesehen, daß Fische nach verhältnismäßig schwachen und vorübergehenden experimentellen Eingriffen (wie z. B. nach einer einstündigen Fesselung behufs graphischer Darstellung der Atembewegungen) 1—2 Tage später einfach an allgemeiner nervöser Überreizung, die sich als starke Schleimabsonderung aus der gesamten Hautoberfläche und ununterbrochene Dyspnoe kundgibt, sterben.

Die von mir zur Feststellung des normalen Atemmechanismus der Fische angewendeten Untersuchungsmethoden bestanden im folgenden:

a) Erstens die direkte Beobachtung der Atembewegungen ev. unter Zuhilfenahme einfacher Mittel, die dazu dienten, den räumlichen und zeitlichen Zusammenhang der Bewegungen der verschiedenen Abschnitte des Atemapparates und die mechanischen Folgen derselben (Richtung des Atemwasserstromes usw.) anschaulich zu machen. Hierzu wurden die Fische entweder in ihren Aquarien beobachtet, oder aber sie wurden erst in passende kleinere Glasgefäße gebracht, in denen man unter Vermeidung jeglicher äußeren

Reize (besonders kommt hier das Licht in Betracht, infolgedessen ist es immer ratsam, durch ein zwischen das Fenster und die Gefäßwände gehaltenes Tuch die Lichtreize möglichst einzuschränken) die Tiere nahe und bequem beobachten konnte. Ein leichter entfetteter Baumwollfaden, ins Wasser vor die verschiedenen Atemöffnungen der Tiere gebracht, zeigt für gewöhnlich besser und bequemer den durch die Bewegungen der verschiedenen Partien des Atemapparates erzeugten Wasserstrom an, als die von anderen hierzu angewendeten Puder- oder Tuschearten.

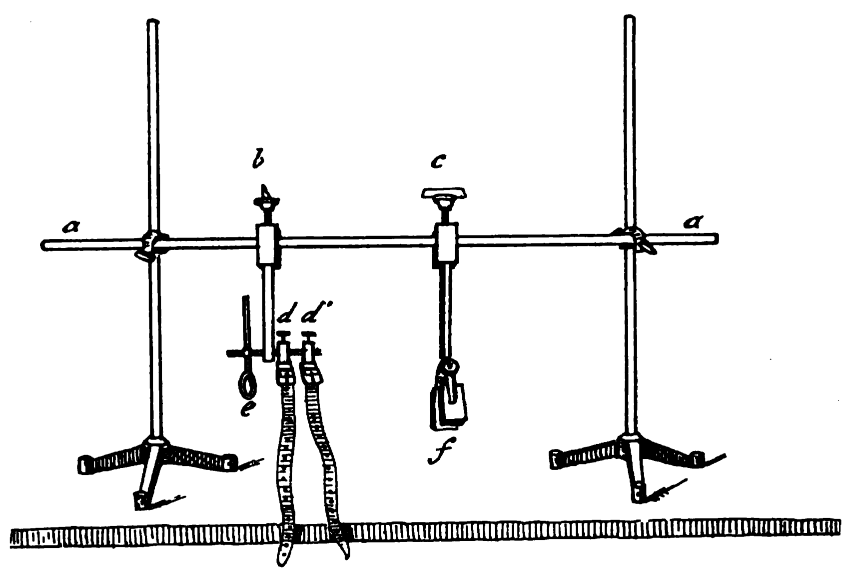


Fig. 1. Der Fischhalter ($^1/_8$ der natürl. Größe; siehe Erklärung im Text).

b) Zweitens die graphische Darstellung der Bewegungen der verschiedenen Abschnitte des Atemapparates. Außer einem geeigneten Kymographion braucht man hierzu eine Vorrichtung, um die Tiere zu fesseln. Von den gewöhnlichen, in der Physiologie der Landwirbeltiere sonst gebräuchlichen Haltern kann hier natürlich nicht die Rede sein. Schon früher wurden indessen besondere Fischhalter ersonnen, die mir aber im allgemeinen für meinen Zweck nicht als sehr brauchbar erschienen. Nur der neuerdings von François-Franck [1]) angegebene Fischhalter schien mir besonders geeignet. Die ersten, mit

[1]) François-Franck, Mécanique respiratoire des Poissons téléostéens. C. R. de la Soc. de Biol. 1906, T. I, pag. 962 ff.

diesem Apparat angestellten Versuche zeigten mir aber sofort, daß derselbe in der vom Verf. angegebenen Form nicht immer gute Dienste leistet, weil sich die Fische allzu leicht (wenn man sie gerade nicht zu sehr durch Bandage komprimieren will) aus dem Halter befreien. So wurden an demselben einige Modifikationen angebracht, die den Halter vollständig brauchbar für alle Zwecke machten. Fig. 1 gibt den Fischhalter wieder, den ich für meine Untersuchungen mit Erfolg angewendet habe. Er besteht aus einer Metalleiste (aa), die man an zwei gewöhnlichen Stativen bei beliebiger Entfernung voneinander befestigen kann. Die Leiste trägt zwei Metallansätze

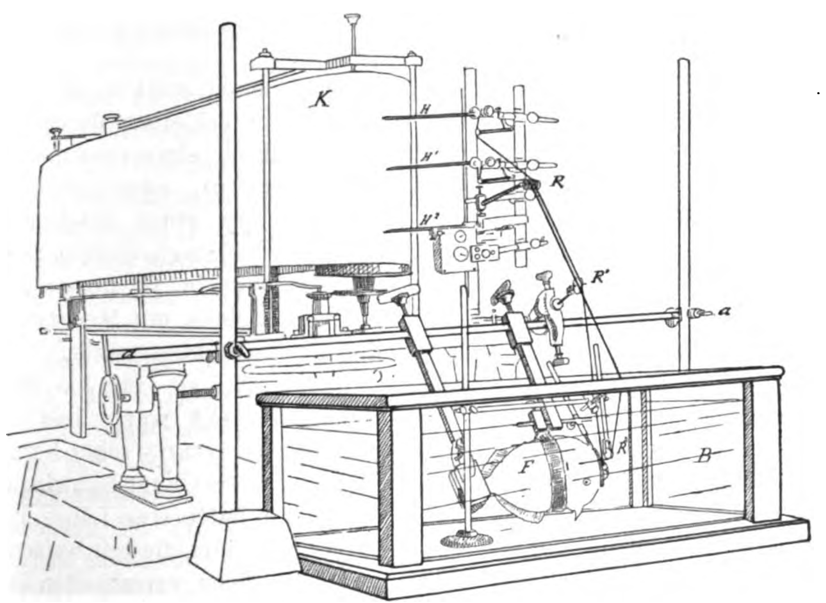


Fig. 2. Die Versuchsanordnung zur Verzeichnung der Atembewegungen der Fische (Erklärung im Text).

(b und c), die wiederum in beliebiger Entfernung voneinander durch zwei Schrauben an der Metalleiste fixiert sind. Der eine Metallansatz (b) trägt an seinem Ende einen Metallstab, an welchem mit verschiebbaren Schrauben zwei Riemen (d und d′) und ein beweglicher Metallring (e) befestigt sind. Die Riemen sind dazu bestimmt, den Fischkörper festzuhalten, den man zweckmäßig vorher mit einem Tuch umwickelt, während der Ring die Schnauze festhält. Ich hatte mehrere solcher Kopfringe verschiedener Größe und Form zur Verfügung, die ich nach Bedarf je nach der Größe und Gestalt

des Kopfes des Versuchstieres benutzen konnte. Der zweite Metallansatz (c) trägt eine mit Kork inwendig gefütterte Klemme, die zur Fixierung des Schwanzes dient. Aus der Abbildung ist leicht zu entnehmen, daß ein solcher Halter für die verschiedensten Fischformen und Körperstellungen dienen kann, dank seinen Bestandteilen, die nach allen Richtungen hin verstellbar sind. Tatsächlich habe ich denselben für alle von mir untersuchten Fische stets mit Erfolg anwenden können. Für die vom Rücken nach dem Bauch abgeplatteten Fischformen (Lophius, Torpedo, Raja usw.) braucht man nur unter den Bauch bzw. Rücken (je nachdem man den Fisch in Bauchlage, oder aber in Rückenlage fixieren will) ein passendes Holzbrett zu setzen und beide Riemen um den Fisch und das Brett zu schlingen.

Nach Fesselung des Fisches zog ich je einen starken, unelastischen Faden durch die äußerste Spitze des Unterkiefers, durch eine bestimmte Stelle des Kiemendeckels und durch einen bestimmten Strahl der Branchiostegalmembran (siehe unten), oder, wenn es sich um Selachier handelte, durch die Wand eines bestimmten Kiemenspaltes; diese Fäden, mittels Knoten befestigt, dienten dazu, die Bewegungen dieser Partien den Schreibhebeln zu übertragen.

Hierauf brachte man den Fisch in ein kleines, mit Meerwasser gefülltes Bassin, welches man vor das Kymographion setzte.

Fig. 2 zeigt die Versuchsanordnung, wie sie für die Verzeichnung der Atembewegungen zusammengestellt war. Das benutzte Kymographion war ein neukonstruiertes Hering'sches Kymographion mit elektrischem Antrieb, welches mehrere Ganggeschwindigkeiten gestattete. Der berußte Papierstreifen hatte eine Länge von 2,76 m. Zwei leichte Rollschreibhebel aus Aluminium, die kein weiteres Gewicht trugen, verzeichneten die von den Fäden vermittelten Bewegungen des Unterkiefers und des Kiemendeckels, bzw. des Branchiostegalorganes zu gleicher Zeit. Für gewöhnlich wurden die Tiere in Rückenlage befestigt, so daß die Bewegungen des Unterkiefers in vertikaler Richtung (von oben nach unten und umgekehrt) vonstatten gingen. Sie konnten dann ohne weiteres mittels einfacher Rollenübertragung mit dem entsprechenden Schreibhebel verbunden werden. Für die Verzeichnung der Bewegungen des Kiemendeckels bzw. des Branchiostegalapparates, welche in dieser Fischlage in der mehr oder weniger horizontalen (seitlichen) Richtung vonstatten gehen, mußte man noch eine Rollenvorrichtung einschalten, die die seitlichen Bewegungen in vertikale Bewegungen umwandelte, damit sie von dem entsprechenden Schreibhebel wiedergegeben werden

konnten. Es wurde besonders darauf geachtet, daß die hierzu verwendeten Rollen die allergeringste Reibung boten, damit die verzeichneten Kurven das möglichst getreue Bild der normalen Bewegungen darstellen konnten. Die Länge der schreibenden Spitze des Hebels vom Drehpunkt betrug 12 cm, und der Abstand zwischen dem Angreifpunkt des Fadens vom Drehpunkt betrug 9 mm, so daß die Bewegungen etwa zehnmal vergrößert wurden, was ich noch experimentell feststellte.

Ein Blick auf die dadurch gewonnenen Kurven zeigt sofort, daß die von mir angewendete graphische Methode (direkte Übertragung an Stelle der sonst von P. Bert und François-Frank angewendete Luftübertragung durch Gummischläuche und Marey'sche Kapseln) vollständig dem Zwecke dienten, indem sie deutliche und miteinander übereinstimmende Kurven lieferten.

Bei Kenntnisnahme der von mir veröffentlichten Kurven (Taf. 4—9) ist noch der Umstand zu berücksichtigen, daß die Abszissen, welche für gewöhnlich inmitten oder oberhalb der einzelnen Kurvenlinien laufen, der horizontalen Ruhelage des bezüglichen Schreibhebels entsprechen, und daß eine Senkrechte, welche zwei Punkte an irgend einer Stelle dieser Abszissen verbindet, zwei Punkte angibt, die zu gleicher Zeit von den entsprechenden Schreibhebeln passiert wurden. Da man den Radius des Schreibhebels kennt (12 cm), so kann man mittels eines Zirkels von 12 cm Radius je einen Bogen (dessen Zentrum nach rechts auf der Abszisse liegt) durch die gefundenen Punkte ziehen und dann von diesem Bogen die verschiedenen Punkte der Kurven ausmessen, die der gleichen Zeitperiode entsprechen. (Die Krümmung der Trommel kommt hier kaum in Betracht, zunächst weil die Mehrzahl der Kurven wenig umfangreich sind und dann weil die Trommel selbst einen verhältnismäßig großen Umfang hatte). Übrigens wurden die von mir angegebenen gleichzeitigen Punkte der Kurven fast ausschließlich unter Berücksichtigung der durch den Schreibhebel selbst im Laufe des Versuches ausgezogenen Bögen ausgemessen.

III. Allgemeine Vorbemerkungen zum Atmungsmechanismus der Fische.

Ehe wir an die Besprechung der gewonnenen einzelnen Versuchsergebnisse herantreten, ist es angebracht, der Verständlichkeit halber einige allgemeine Kenntnisse vorauszuschicken, die mit der Atemfunktion der Fische in direkter Beziehung stehen.

Die äußeren Atemvorgänge jedes Lebewesens bestehen bekanntlich in letzter Instanz in der Ermöglichung eines typischen und immer wiederkehrenden Gaswechsels, durch welchen Sauerstoff ins Blut aufgenommen und Kohlensäure aus dem Blute ausgeschieden wird. Wesentlich verschiedenen Einrichtungen, denen diese Aufgabe obliegt, begegnet man bei den verschiedenen Organismen, hauptsächlich je nach dem sie im Wasser oder in der Luft leben. In den Fischen haben wir typische Wasseratmer, und das zu dem genannten Gasaustausch bestimmte Organ wird bei denselben von den Kiemen dargestellt. Beide Gase (Sauerstoff und Kohlensäure) finden sich im Wasser gelöst. Die absolute Menge des Sauerstoffes im Wasser ist aber eine verhältnismäßig geringe (nach Hoppe-Seyler und Duncan im besten Falle und zur Temperatur von 7° C beträgt sie 8 ccm pro Wasserliter.) Außerdem sind die Diffusionsverhältnisse dieser Gase im Wasser selbst recht ungünstig für einen genügend raschen Ersatz des verzehrten Sauerstoffes (und eventuell für eine genügend rasche Entfernung der gebildeten Kohlensäure: diese letzte Möglichkeit scheint aber nach den neuesten Untersuchungen kaum in Betracht zu kommen, gegenüber dem rasch einsetzenden Sauerstoffmangel). So sind die Fische darauf angewiesen, aktiv das Atemwasser beständig zu erneuern. Zur Erneuerung des Atemwassers dienen eben die Atembewegungen, welche also einen wirklichen Wasseraustausch in der Kiemenhöhle bewirken.

Die geringe absolute O-Menge und die ungünstigen Diffusionsverhältnisse der Gase im Wasser sind sehr wahrscheinlich die Gründe dafür, daß die Erneuerung des Atemwassers in einer sozusagen exakteren Weise stattfindet, als die Atemlufterneuerung bei den Luftwirbeltieren, wenn man überhaupt einen solchen Vergleich gestattet. Jedenfalls ist es eine Tatsache, daß die Atembewegungen und das Atembedürfnis der Fische bedeutend umfangreicher bzw. größer sind, als die der luftatmenden Wirbeltiere, zumal wenn sie mit den übrigen Landkaltblütern (Amphibien) verglichen werden.

a) Die Erneuerung des Atemwassers wird also durch die Atembewegungen erzeugt, welche immer neues Wasser in Berührung mit den Kiemen bringen. Vom respiratorischen Gasaustausch, der in den Kiemen stattfindet, sehen wir hier vollkommen ab: wir betrachten nur die Art und Weise, durch welche die Fische den Atemwasserwechsel erzeugen. Selbstverständlich müssen wir

aber niemals dabei vergessen, daß dieser Wasseraustausch nur Mittel zum Zwecke des respiratorischen Gaswechsels ist.

Die Organe und die Höhlen des Körpers, durch welche und in welchen dieser Wasseraustausch statthat, sind im allgemeinen dieselben bei den verschiedenen Fischen: die Wassererneuerung wird nämlich bei allen durch die Tätigkeit von bestimmten quergestreiften Muskeln (Atemmuskeln) bewirkt, die sich in den Wänden der Mund- und Kiemenhöhle befinden, innerhalb deren sich der Wasserwechsel eben vollzieht. Bei näherer Betrachtung finden wir aber bei den einzelnen Formen keine vollständige Übereinstimmung, man muß vielmehr verschiedene Atemtypen nach den verschiedenen Fischgruppen voneinander unterscheiden.

Um leicht zum Ziele zu gelangen, betrachten wir zunächst im allgemeinen, welches die Organe sind, die dem Fische für die Atemwassererneuerung zur Verfügung stehen.

Die weite Mundhöhle jedes Fisches führt nicht nur zu dem Ösophagus, sondern mittels einer Reihe seitlicher paariger Öffnungen (innerer Kiemenöffnungen) zu dem Atmungsorgan der Fische, zu den Kiemen, die bekanntlich von verschiedenen Kiemenbögen getragen werden. Die inneren Kiemenöffnungen sind gewöhnlich sehr weite Spalte, sie können aber (wie bei Muraena helena) zu kleinen Löchern werden. Diese Öffnungen führen nun zu den Kiemenhöhlen, in denen also der respiratorische Gaswechsel stattfindet. Mit den Kiemenhöhlen finden wir aber einen Unterschied zwischen Knorpel- und Knochenfischen. Dieser Unterschied besteht darin, daß bei den Knorpelfischen jede einzelne innere Kiemenöffnung in einen für sich verlaufenden Kanal (zwischen zwei gegenüberliegenden Kiemenblättern) einmündet, der dann mit einer besonderen äußeren Öffnung an der Haut endet (die sog. bedeckten Kiemen), so daß man bei diesen Tieren von außen verschiedene Kiemenspalten entlang der seitlichen Wand des Kopfes erkennt. Dagegen bei den Knochenfischen führen die einzelnen inneren Kiemenöffnungen (Kammkiemen) zu einem gemeinsamen Hohlraum, der mit einem einzigen Spalt (oder Loch) nach außen endet. Die äußere Wand dieses Kiemenhohlraumes wird von dem Operkularapparat (Kiemendeckel und Membrana branchiostega), der vom Zungenbeinbogen ausgeht, gebildet. Mit dem Auftreten dieses Operkularapparates erfährt, wie wir sehen werden, der Atmungsmechanismus eine tiefgehende Veränderung.

Aus dem Gesagten können wir schon die Wege erkennen, die das Atemwasser bei den Fischen einschlägt. Zunächst müssen wir

die allgemein gültige Tatsache vorausschicken, daß die Erneuerung des Atemwassers bei diesen Tieren geradezu eine vollständige ist, indem immer neues Wasser von der Mundhöhle in die Kiemenhöhlen zufließt, und von da nach außen getrieben wird. Es besteht nämlich infolge der Atembewegungen und der geeigneten mechanischen Verhältnisse ein wirklicher Wasserstrom, der nach einer bestimmten Richtung (stoßweise) läuft, und zwar nach der Richtung der Kiemenblätter (d. h. von der Mundhöhle nach der Kiemenhöhle, und von hier nach der äußeren Kiemenöffnung). Es liegen also andere Verhältnisse vor, als bei der Lufterneuerung des Landwirbeltieres, bei denen, offenbar infolge der absoluten großen O-Menge der Luft, kein wahrer Luftstrom (der also nach einer Richtung läuft) entsteht.

Wie bringt der Fisch diese exakte Erneuerung des Atemwassers zustande? In einer ganz ähnlichen Weise, wie im Blutgefäßsystem eben der Blutstrom ermöglicht wird, d. h. durch bestimmte Muskelkräfte einerseits, und durch ventilartige Vorrichtungen (Klappen) andererseits. Die ersten ermöglichen die Wasserbewegung, die letzteren regulieren die Stromrichtung.

b) Muskelkräfte, die die Bewegung des Atemwassers bewirken.

Der Eintritt des Wassers in die Mund- und Kiemenhöhle erfolgt durch Aspiration, in dem sich die mit Knochen resp. Knorpeln und Muskeln versehenen Wände dieser Hohlräume aktiv erweitern. Der Austritt des Wassers erfolgt durch Verengerung derselben Wände. Der erste Akt stellt die Inspiration und der zweite Akt die Exspiration .dar. Dies ist die Formel, die sich im allgemeinen aus den Beobachtungen ableiten läßt, wie sie P. Bert experimentell feststellte. Ganz eindeutig und übereinstimmend liegen jedoch die wirklichen Verhältnisse nicht vor und außerdem trifft die Formel im einzelnen nicht ganz zu. Dieser Umstand hat eben dazu geführt, daß die von den verschiedenen Forschern diesbezüglich geäußerten Angaben nicht befriedigend miteinander übereinstimmen.

Wir wollen die Sache näher betrachten und zunächst die ältere Lehre der Zoologen erörtern. Dieser Lehre zufolge müßte man die Vorgänge, die sich in der Mundhöhle abspielen, und diejenigen, die zu gleicher Zeit in der Kiemenhöhle stattfinden, voneinander trennen. Denn zunächst würde das Wasser in die Mundhöhle eintreten, um dann durch Verengerung der Mundhöhlenwände in die Kiemenhöhle zu strömen. Es würde sich also um eine wirkliche Deglu-

tition handeln, indem das Atemwasser nacheinander die verschiedenen Abschnitte durch eine vis a tergo passieren müßte. Diese Anschauung ist sicher für die meisten Fälle der Teleostier irrig, vor allem weil sie sich auf die unbegründete Voraussetzung stützt, daß die zwei Höhlen voneinander räumlich getrennt sind, etwa wie Mund und Magen. Bei den meisten Teleostiern bilden die Mund- und Kiemenhöhlen einen einzigen Hohlraum, der von einer gemeinsamen seitlichen Wand (Operkularapparat) abgeschlossen ist. Hier ist es mechanisch unmöglich, daß sich die Mundhöhle unabhängig von der Kiemenhöhle erweitert oder verengert.

Bei den Fischarten aber, bei denen der Operkularapparat nicht vorkommt (Knorpelfischen) oder rückgebildet ist (Muraenidae), und wo man tatsächlich von einer wirklichen räumlichen Trennung der Kiemenhöhle von der Mundhöhle reden kann, werden wir doch Verhältnisse finden, die (vgl. Conger vulgaris) der alten Anschauung der Deglutition gewissermaßen entsprechen.

Wir wollen nun zunächst die mit Operkularapparat versehenen Fische (die größte Mehrzahl der Teleostier und überhaupt aller Fische) besprechen.

Die Erweiterung und Verengerung der Mund- und Kiemenhöhle, welche die Inspiration bzw. die Exspiration darstellen, erfolgen nach der Richtung der drei Hauptdurchmesser. Der dorso-ventrale Durchmesser wird durch Senkung bzw. Hebung des Mundhöhlenbodens (Unterkiefer), der seitliche Durchmesser durch Auseinanderrücken bzw. Aneinandernähern beider Kiemendeckel, und schließlich der cephalokaudale (antero-posteriore) Durchmesser durch Ausspannung bzw. Zurückziehung der Membrana branchiostega erweitert bzw. verengert.

Die Bewegungen des Unterkiefers erfolgen durch Tätigkeit der Mm. masseter (gemeinsame Kiefermuskel), levator suspensorii und geniohyoidei, welche das Maul öffnen; denselben antagonistisch wirken die verschiedenen Mm. constrictores (M. adductor mandibulae, adductor arcus palatini, adductor hyomandibularis, intermandibularis), die das Maul zuschließen.

Die Bewegungen der Kiemendeckel erfolgen durch Tätigkeit der Mm. levator und dilatator operculi (Erweiterer und Heber des Kiemendeckels), welche den Kiemendeckel zur Abduktion bringen und durch die Tätigkeit des M. adductor operculi (Anzieher), die den Kiemendeckel adduzieren.[1])

[1]) Vor allem hat H. Stannius in der 2. Auflage seines Handbuches der Anatomie der Wirbeltiere (Berlin, 1854) eine zu-

Bisher wurden bei Besprechung der Fischatmung von den verschiedenen Forschern hauptsächlich nur die eben erwähnten Muskeln in Betracht gezogen. Bei meinen Untersuchungen sah ich aber, daß den folgenden Muskeln der M. branchiostega eine ebenso große, ja bei einigen Fällen die größte Bedeutung zukommt. Die Membrana branchiostega oder besser gesagt der Branchiostegalapparat (weil es eben keine einfache Membrana, sondern ein aus bestimmten Muskeln

---

zusammenfassende Darstellung der verschiedenen hierhergehörigen ziemlich komplizierten Muskeln hauptsächlich auf Grund der eingehenden Untersuchungen von Cuvier und Agassiz gegeben. Er unterscheidet vier Systeme von Muskeln (S. 114 ff.):

1. Ein System zieht die einzelnen Bogenschenkel (er geht von dem Schema der Visceralbogen aus) aufwärts gegen den Schädel; diese Muskeln steigen vom Schädel oder von festen Punkten, die ihren Endansätzen näher liegen, in schräger oder gerader Richtung abwärts und befestigen sich an den Außenseiten der durch sie anzuziehenden Schenkel, erweitern daher den von letzteren umschlossenen Raum. Übrigens wirken sie in verschiedenen Richtungen, indem die einen ihre Schenkel auf- und vorwärts, die anderen sie auf- und rückwärts ziehen.

2. Ein zweites System von Muskeln zieht den Bogenapparat abwärts gegen das Schultergerüst oder auch gegen das Zungenbein, erweitert aber ebenfalls den von ihm eingeschlossenen Raum. Es gehören dahin die Senker des Kiemengerüstes.

3. Ein drittes System von Muskeln zieht die einander korrespondierenden Bogenschenkel aneinander oder einen Bogen an ein gemeinsames Mittelglied. Es wirken also diese Muskeln als Konstriktoren, und sind infolgedessen dem System der vorangehenden antagonistisch. Sie sind sowohl an der dorsalen, wie an der ventralen Seite der Knochengruppe entwickelt.

4. Ein viertes System von Muskeln hat das Gemeinsame, daß es aus paarigen Muskeln besteht, deren jeder von der Außenfläche hinterer Bogenschenkel beginnt, um an nächst vordere Bogen sich anzusetzen. Dahin gehören an der Ventralseite die Mm. geniohyoidei.

Außerdem sind hier noch die eingehenden Untersuchungen von E. Vetter (1878) über die Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische zu erwähnen. Von den Knochenfischen untersuchte er Süßwasserfische (Esox lucius, Perca fluviatilis, Cyprinus carpio und Barbus vulgaris).

Was die Innervation der verschiedenen Muskeln anbetrifft, so sind sie ausnahmslos kraniale Muskeln, indem sie vom Maxillarisast des Trigeminus oder vom Facialis innerviert sind; während Glossopharyngeus und Vagus nur die Kiemenmuskeln versorgen.

Der Ramus maxillaris inf. Trigemini innerviert
Levator archi pal., mit Dilatator operculi
Intermandibularis
Adductor mandib.

und Knochen bestehender Apparat ist) wird als ein Anhang des Operkularapparates betrachtet, ein Anhang, der bei den verschiedenen Teleostiern mehr oder weniger stark entwickelt ist, welcher aber bei einigen (Scorpaenidae, Lophius u. a. m.) einen noch größeren Umfang erreicht, als der Kiemendeckel selbst. Er besteht aus einem Knochengerüst, welches von einer veränderlichen Zahl (5—7) rippenförmiger Knochenstrahlen (die sogen. Branchiostegalstrahlen) zusammengesetzt ist. Das mediale Ende dieser Strahlen ist mit den verschiedenen Abschnitten des Zungenbeinbogens durch Gelenke verbunden, während das kaudale Ende in das Bindegewebe der Membrana frei endet. Diese Knochenstrahlen bilden den Ansatzpunkt zweier antagonistischer Reihen von Muskeln. Die einen Extensores (Inspirationsmuskeln), welche die medialen unteren Abschnitte der Knochen mit dem Zungenbeinbogen oder untereinander verbinden (vgl. Fig. 3). Durch Zusammenziehung dieser Muskeln wird die Membrana nach hinten unten und einwärts gezogen, wodurch eine Erweiterung der Kiemenhöhle in der Richtung des cephalokaudalen Hauptdurchmessers

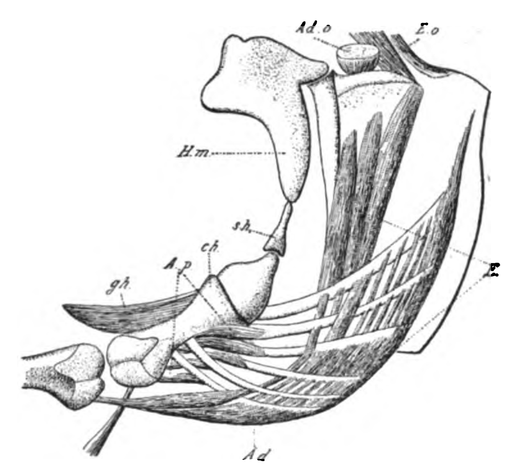


Fig. 3. Der Branchiostegalapparat von Trachinus radiatus, von innen gesehen (I. BORCEA).

Hm = Os hyomandibulare, *sh* = Os stilohyale, *ch* = Os ceratohyale, die zusammen mit den übrigen nicht besonders hervorgehobenen Knochen den Zungenbeinbogen zusammensetzen. *Ad o* = M. adductor operculi, *Eo* = M. levator operculi, *E* = Mm. levatores der Branchiostegalstrahlen (Mm. flexores des Branchiostegalapparates, Exspirationsmuskeln). *Ap* = Mm. extensores proximales und *Ad* = Mm. extensores distales der Branchiostegalstrahlen, die den vorangehenden antagonistisch wirken (Inspirationsmuskeln), *gh* = M. geniohyoideus.

Der Facialis innerviert
Adductor arch. pal.
Adductor hyomand.
Adductor und Levator operculi
Genio-hyoid. (nur obere Hälfte)
außerdem noch die sämtlichen Branchiostegalmuskeln, die von VETTER mit den Namen Mm. hyo-hyoid. sup. et inf. zusammengefaßt wurden.

erfolgt. Dabei liegen die freien Ränder der Membrana dicht am Körper an, so daß kein Wasser von hinten nach vorn einströmen kann. Die diesen Muskeln entgegenwirkende Muskelreihe wird von den Mm. flexores gebildet, welche fächerförmig die einzelnen Strahlen mit dem Kiemendeckel verbinden. Durch Kontraktion dieser Muskeln wird die Membrana nach vorn, oben und seitwärts gezogen (Exspirationsphase), wodurch eine Verengerung der Kiemenhöhle, gewöhnlich unter gleichzeitiger Abhebung der freien Ränder der M. branchiostega aus dem Körper, erfolgt; das Atemwasser tritt dann durch den dadurch geöffneten breiten Spalt aus.

I. Borcea, der neuerdings den Bau dieses Branchiostegalapparates systematisch untersucht hat, hat eben in besonderen Mitteilungen [1]) die anatomischen Verhältnisse eingehender besprochen. Man findet übrigens die verschiedenen Branchiostegalmuskeln schon in den Abhandlungen von Cuvier erwähnt und z. T. beschrieben.

Nicht bei allen Teleostiern erfolgen nun die Veränderungen der drei Hauptdurchmesser der Mund- und Kiemenhöhlen in einer gleichen Weise; bei den verschiedenen Formen finden sich vielmehr Variationen. Auf Grund dieses verschiedenen Verhaltens müssen wir eben verschiedene Atemtypen voneinander unterscheiden.

1. Bei einer ganzen Reihe von Fischen (der Mehrzahl der Teleostier) werden hauptsächlich nur die zwei Hauptdurchmesser: der dorsoventrale und noch mehr der seitliche verändert, während bei ihnen die Tätigkeit des Branchiostegalapparates in den Hintergrund zurücktritt. Diese Fische haben den ersten Atemtypus, der bei weitem am häufigsten vorkommt (bei allen gewöhnlichen freischwimmenden Fischen).

2. Bei einer anderen Reihe von Fischen treten hingegen die Verschiebungen der ersten zwei Hauptdurchmesser vollständig zurück, während der Wasserwechsel beinahe bloß durch die Tätigkeit des Branchiostegalapparates bewirkt wird (Uranoscopus scaber liefert uns ein schlagendes Beispiel dafür).

Von den Fischen, die keinen Operkularapparat, d. h. keine gemeinsame rigide Wand für die Mundhöhle und Kiemenhöhle aufweisen, kommen zunächst die Selachier in Betracht und dann einige Arten von Teleostiern (Typus Aal und Muraena), bei denen dieser

---

[1]) I. Borcea, Ann. scient. de l'univers. de Jassy. Tom. IV.

Apparat in einer rudimentären Form auftritt, und ebenfalls eine weiche, aus Muskeln und Bindegewebe bestehende Wangenwand besitzen.

Bei den Selachiern sind wiederum mehrere verschiedene (drei) Atemformen voneinander zu unterscheiden, hauptsächlich auf Grund der Atembewegungen der Spritzlöcher. Denn bei dieser Unterklasse begegnet man außer der Mundöffnung noch einer vorderen Atemöffnung, dem sog. Spritzloch, welches bei einigen Formen (Rochen) den Haupt-, wenn nicht überhaupt den ausschließlichen Eingang des Atemwassers darstellt.

Sonst finden wir auch hier, daß der Eintritt des Wassers durch Erweiterung der Mundhöhle und ziemlich zu gleicher Zeit der Kiemenhöhle erfolgt (Inspiration), während der Austritt durch aktive Verengerung beider Höhlen vonstatten geht (Exspiration). Die Veränderung der Durchmesser der zwei Höhlen geschieht durch Tätigkeit gesonderter Muskeln, was eben die Andeutung einer Deglutitionswelle bedingt.[1])

Wo man aber viel eher von einer Deglutition reden könnte, das ist bei dem Atemtypus der Muraenidae, bei denen, wie wir sehen werden, die Kiemenhöhle von der Mundhöhle tatsächlich getrennt liegt, und der Fall einer Trennung der Bewegungen des Maules von jenen der Kiemhöhlenwand wirklich vorkommen kann.

---

[1]) MAX FÜRBRINGER (1896) faßt folgendermaßen die Muskeln des Visceralskelets des Selachiers zusammen:

A. Kraniale oder cerebrale Muskeln, ursprüngliche Quer- oder Ringmuskeln, Innervation durch die cerebralen Nn. trigeminus (V), facialis (VII), glossopharyngeus (IX) und vagus (X).
   1. Constrictor arcuum visceralium inkl. Constrictor superficialis dorsalis et ventralis (V—X), Levator labii superioris (V), Levator maxillae superioris (V), Levator palpebrae nictitantis (V), Levator rostri (VII), Levator hyomandibularis (VII), Depressor rostri (VII), Depressor mandibularis und hyomandibularis (VII), Interbranchiales (IX, X) und Trapezius (X).
   2. Arcuales dorsales (IX, X).
   3. Adductores inkl. Adductor mandibulae (V) und Adductores arcuum branchialium (IX, X).

B. Spinale Muskeln, ursprüngliche Längsmuskeln, Innervation durch Nn. spino-occipitales und spinales.
   a) Epibranchiale spinale Muskeln im dorsalen Bereiche des Visceralskelets.
   4. Subspinalis (Nn. spino-occipitales).
   5. Interbasales (Nn. spino-occipitales und mitunter N. spinalis I).

c) Ventilartige Vorrichtungen (Klappen), die die Bewegung des Atemwassers nach einer bestimmten Richtung (von vorn nach hinten) ermöglichen, und welche am Eingang und Ausgang des Atemwassers angebracht sind.

Beobachtet man die Atembewegungen eines gewöhnlichen Teleostiers etwas genauer, so kann man bequem erkennen, daß für gewöhnlich das Maul bei der Exspiration nie zur vollständigen Zuschließung gelangt, so daß man zweifeln könnte, ob wirklich das Atemwasser vollständig die Kiemenhöhle beim Heraustreten passiert, und nicht etwa ein Teil durch die Maulöffnung zurückströmt. Diese Zurückströmung würde nun tatsächlich stattfinden, wenn nicht an Beginn des Ober- und Unterkiefers zwei membranöse Klappen in der Richtung von vorn nach hinten angebracht wären, die bei und vielleicht vor der Verengerung der Mundhöhle passiv durch das gepreßte Wasser gehoben, während ihre freien Ränder derart gegeneinander gedrückt werden, daß der Wasseraustritt durch die Mundöffnung behindert wird (Maxillar- und Mandibularklappen).

Andererseits wirkt auch die Membrana branchiostega zum Teil (siehe unten) als Klappe, welche den Eintritt des Wassers bei Erweiterung der Mund- und Kiemenhöhle durch die äußere Kiemenhöhlenöffnung behindert, während sie den Austritt zuläßt.

Die Bedeutung dieser ventilartigen Vorrichtungen für den Atmungsmechanismus der Fische (des Süßwassers) wurde schon von P. Bert erkannt. Er schreibt: „Nous sommes donc en mesure maintenant de donner, avec une singulière précision de détails et avec une entière certitude, la formule du mouvement de l'appareil respiratoire. Ce n'est pas en deux temps que s'opèrent les mouvements des cavités artificiellement délimitées sous les noms de chambre buccale et chambre branchiale. En un seul temps, tout se dilate, la bouche s'ouvre, les branchies s'écartent et s'avancent, l'opercule se porte en dehors; l'eau est appellée de partout à la fois. Puis, simultanément encore, la bouche se referme, le pharynx se rétrécit, l'opercule s'applique sur les orifices des ouïes; l'eau est à la fois de partout chassée.

---

b) Hypobranchiale spinale Muskeln im ventralen Bereiche des Visceralskelets.

6. Coraco-arcuales inkl. Coraco-branchiales, Coraco-hyoideus und Coraco-mandibulares (Nn. spinales und z. T. letzter oder letzte Nn. spino-occipitales).

Et cependant, la plus grande partie de l'eau entre par la bouche; la plus grande partie sort par les ouïes. Voici pourquoi:

La limite du battant operculaire n'est point formée par son squelette osseux; une membrane libre y forme un bord flottant. Lorsque l'opercule s'écarte brusquement pendant l'inspiration, cette membrane pressée par la résistance de l'eau extérieure fait valvule, et empêche celle-ci de pénétrer dans les branchies. Un petit muscle marginal qu'a découvert REMAK[1]) assure encore le jeu de la membrane.

D'un autre côté, suspendue à la voûte du palais, près de l'entrée de la bouche, vous voyez, chez notre Barbeau, une forte membrane convexe en avant, qui peut, lorsqu'elle est tendue, oblitérer presque complétement la bouche. Cette valvule qui, selon VALENCIENNES, existerait, ainsi qu'une autre semblablement disposée à la mâchoire inférieure, chez toutes les espèces de Poissons, s'oppose au retour de l'eau par la bouche lorsque l'animal contracte tout son appareil; l'eau n'a d'autre issue que l'ouïe dont la membrane se soulève alors pour la laisser passer" (BERT, pag. 230—231).

Neuerdings betonte DAHLGREN,[2]) welcher die Untersuchungen von P. BERT nicht kannte, nochmals die Bedeutung dieser Klappen.

Nach dieser Anschauung würde der gesamte Branchiostegalapparat nur die Rolle einer passiven Klappe spielen, was ich auf Grund meiner Untersuchungen entschieden bestreite.[3]) Die Hauptrolle des Branchiostegalapparat ist bei den meisten Teleostiern in seiner aktiven Tätigkeit (durch Kontraktion seiner eigenen

[1]) Dieser Muskel entspricht etwa dem äußersten Teil des oben besprochenen Muskelsystems des Branchiostegalapparates der Mehrzahl der Seefische, das die Radii branchiostegi mit dem Kiemendeckel verbindet und welches die Flexion (Zurückziehung) der Membrana tatsächlich erzeugt. Er wurde übrigens nicht von REMAK zum ersten Mal beschrieben, sondern von CUVIER, wie schon AGASSIZ und STANNIUS hervorhoben: „Diesen Muskel, den Herr REMAK für unbekannt hielt, hat gerade CUVIER auf das Sorgfältigste beschrieben, wie schon AGASSIZ mit vollem Rechte bemerkt" (STANNIUS S. 116). Bei den Cyprinen des Süßwassers weist der Branchiostegalapparat nur eine Muskelschicht auf (vgl. BORCEA, l. c.).

[2]) Das Schema der Fischatmung, welches bei der Gelegenheit von DAHLGREN entworfen wurde, findet man in der „Vergleichenden Anatomie" von WIEDERSHEIM wiedergegeben.

[3]) Auch FRANÇOIS-FRANK schreibt in seinen letzten diesbezüglichen Untersuchungen (Süßwasserfischen) der Membrana branchiostega hauptsächlich und während der ruhigen Atmung bloß die Bedeutung einer passiven Klappe zu. Dagegen fand er, daß sie bei den dyspnoischen Atembewegungen (mouvement inspiratoire surajouté) aktiv, d. h. durch

Muskeln) zu erblicken, durch welche er bei der Inspiration zur Erweiterung der Kiemenhöhle, und bei der Exspiration zur Verengerung derselben beiträgt (vgl. oben, pag. 194 f.).

Nur kleine und von außen meist gut erkennbare Abschnitte desselben fungieren als passive Klappe. Diesbezüglich will ich das Beispiel der Trigla corax anführen. Am oberen hinteren Winkel des Kiemendeckels dieses Fisches nimmt man einen Einschnitt (Incisura) in der Knochensubstanz selbst wahr, welcher von einer richtigen muskelfreien Membrana gedeckt wird. Es ist gerade diese Stelle des Kiemendeckels, durch welche der Austritt des Exspirationswassers hauptsächlich stattfindet: die Membrana fungiert eben als richtige passiv bewegte Klappe, die bei der Inspiration (d. h. Erweiterung des dorsoventralen Durchmessers der Mund- und Kiemenhöhlen durch Senkung des Unterkiefers, des seitlichen Durchmessers durch Auseinandergehen der Opercula, des antero-posterioren Durchmessers durch Ausspannung des muskulösen Abschnittes der Branchiostega) den Zutritt des umliegenden Wassers durch dichtes Anliegen verhindert, und die sich aber bei der Exspiration öffnet (vgl. Fig. 4, 5, 6, 7).

Muskeltätigkeit (er kennt ebenfalls nur den Remak'schen Randmuskel derselben) eingreift. Er sah nämlich die aktive Zurückziehung derselben, welche ausblieb, wenn er die Membrana kokainisierte. Er erkannte jedoch nicht die richtige Bedeutung dieser Bewegung als Exspirationsakt an. Er schreibt folgendes: „On la voit exécuter, au moment même où l'opercule se déplace brusquement en dehors, un mouvement brusque également, mais qui la fait disparaître du champ d'observation . . .: elle est comme avalée au-dessous de l'opercule. En y regardant de plus près, on constate qu'elle s'est fortement rétractée d'un mouvement brusque et s'est invaginée dans la cavité en se rabattant à la surface des lamelles branchiales faisant saillie à ce moment.

Elle semble jouer ici le rôle que jouent chez les Crustacés décapodes les palettes nettoyeuses . . . en balayant la surface branchiale qu'en même temps vient laver un courant d'eau rétrograde."

In seiner ergänzenden Mitteilung beschränkt er jedoch die Bedeutung dieses „Ausfegens" durch die Branchiostega, indem er sagt: „la forte et brusque dilatation de tous l'appareil inspirateur détermine une chasse d'eau . . . C'est là le phénomène essentiel, celui qui commande au nettoiement des lamelles branchiales; le coup de balai membraneux n'y intervient que pour une part réduite."

Daß die Radii branchiostegi und der Branchiostegalapparat sich bei der Atmung aktiv bewegen, sah übrigens der älteste Forscher der Fischatmung Duverney, wie es auch von Flourens erwähnt wurde. (Vgl. oben das Zitat von Milne-Edwards, der ebenfalls die aktiven Bewegungen der Radii gelegentlich erwähnt [p. 254]).

Fig. 4, 5, 6, 7. Kopf und Rumpf von Trigla corax bei den verschiedenen Atemphasen von oben und von der Seite gesehen.
B = Branchiostegalapparat. *O* = Kiemendeckel, *K* = Branchiostegalklappe.
Die Pfeile geben die Richtung des Atemwasserstromes an.

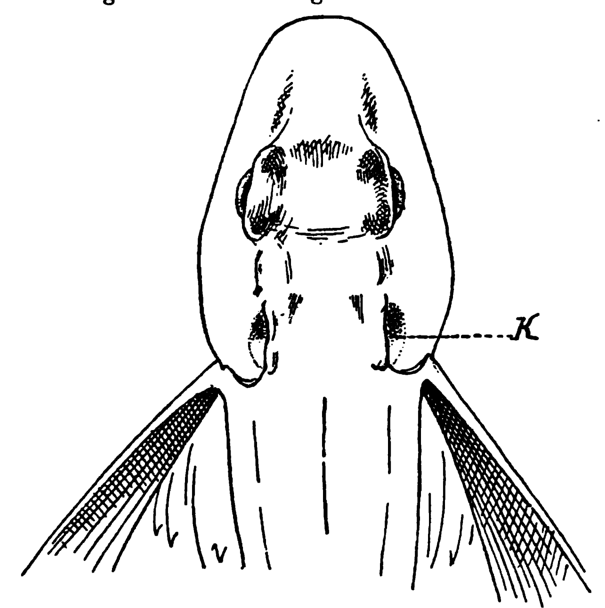


Fig. 4 (natürliche Größe). Inspirationsphase von oben.

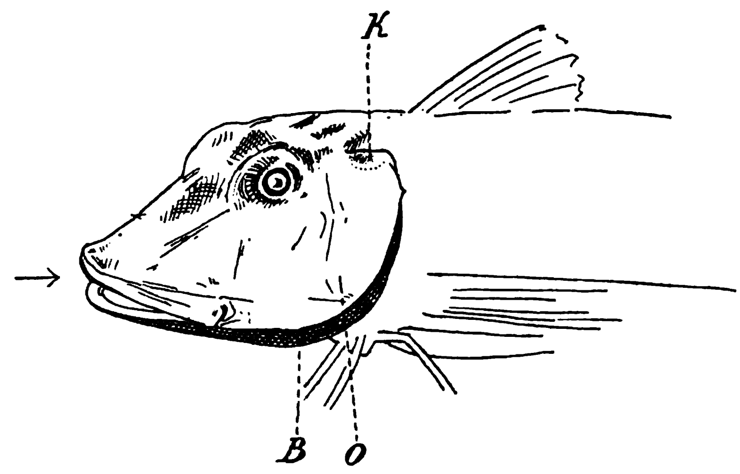


Fig. 5 (natürliche Größe). Inspirationsphase von der Seite gesehen: das Maul wird geöffnet, beide Kiemendeckel gehen auseinander, die Membrana branchiostega erweitert sich nach unten und hinten; die Branchiostegalklappe wird passiv dicht zugeschlossen.

Diesen eigentümlichen Abschnitt der Membrana Branchiostega, den wir, wie wir sehen werden, bei allen Teleostiern mehr oder minder ausgesprochen, jedoch an verschiedenen Stellen des Kiemendeckels (in Zusammenhang mit bestimmten biologischen Merkmalen

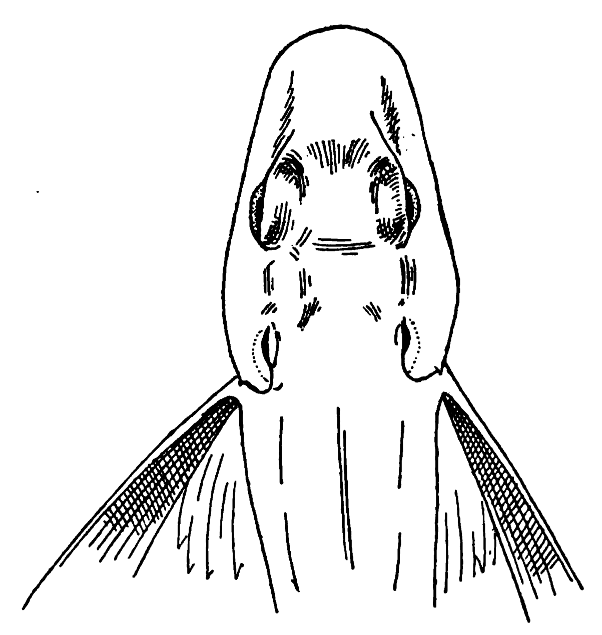


Fig. 6 (natürliche Größe). Exspirationsphase von oben gesehen.

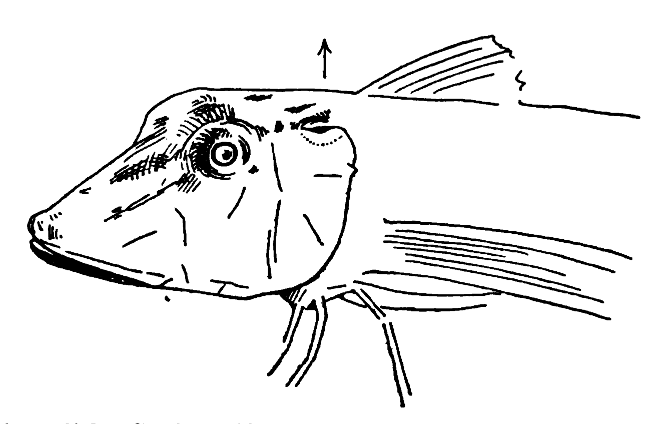


Fig. 7 (natürliche Größe). Exspirationsphase von der Seite gesehen: das Maul wird zugeschlossen, beide Kiemendeckel werden zusammengepreßt, die Branchiostega wird nach oben zurückgezogen, die Klappe wird passiv durch den Exspirationswasserstrom geöffnet.

der verschiedenen Fischarten) wiederfinden, möchte ich „Branchiostegalklappe“ nennen, im Gegensatz zu den übrigen Abschnitten der Branchiostegalapparates, die, wie gesagt, nicht als passive Klappe, sondern aktiv durch die bestimmte Tätigkeit ihrer Muskeln in den Atemmechanismus der Fische eingreifen.

Auch die Selachier besitzen ähnliche ventilartige Vorrichtungen: so ist am Spritzloch immer ein kleiner, halbmondförmiger Deckel zu erkennen, der allerdings aktiv (durch Muskeltätigkeit) diese vordere Atemöffnung bei der Exspirationsphase zuschließt, und welcher deshalb nicht ohne weiteres mit den passiv bewegten membranösen Mandibular- und Maxillarklappen zu vergleichen ist.

Am Ausgange jeder äußeren Kiemöffnungen besitzen sie hingegen Hautfalten, die mit ihren freien Rändern nach dem Schwanz zu gerichtet als wirkliche passiv bewegte Klappen aufzufassen sind, die den von vorn nach hinten gerichteten Wasserstrom bedingen, und welche bei Erweiterung der Kiemenhöhlen den Zutritt des Wassers durch diese Öffnungen verhindern.

IV. Der spezielle Atmungsmechanismus der verschiedenen untersuchten Fische.

An der Hand des oben Gesagten, das uns einen allgemeinen Überblick der besonderen Verhältnisse gestattet, können wir nunmehr leicht die einzelnen bei den verschiedenen Fischen gewonnenen Versuchsergebnisse verstehen.

Im folgenden seien zunächst nur die rein physikalischen Vorgänge besprochen, durch welche die Erneuerung des Atemwassers stattfindet; im zweiten Teile dieser Abhandlung werden erst die Atemreflexe und der Einfluß verschiedener Faktoren Behandlung finden, denn, während die ersteren bei den verschiedenen Fischen zum Teil verschieden ablaufen, stellen die zweiten allgemeine Erscheinungen und Eigenschaften der Fischatmung dar.

Zur richtigen Schätzung der hierher gehörenden Atemkurven muß noch bemerkt werden, daß sie zwar die normale Reihenfolge der Atembewegungen wiedergeben, jedoch in einem etwas übertriebenen Maßstabe, weil die Tiere offenbar durch die nicht zu vermeidenden äußeren Reize (Fesselung usw.) dabei dyspnoisch atmeten.

a) Selachier.

1. Der Atmungsmechanismus der Scylliidae (Sc. canicula und catulus) und der Mustelidae (Mustelus laevis) findet folgendermaßen statt.

Inspiration. Erweiterung der seitlichen und dorsoventralen Hauptdurchmesser der Mund- und der Kiemenhöhle bei geöffneter Mund- (und Spritzlöcher-)öffnung; die membranösen Hautklappen der einzelnen äußeren Kiemenöffnungen liegen dicht an (passive Zuschließung): das Atemwasser tritt durch die Mund- (und Spritzlöcher-)öffnung ein.

Exspiration. Verengerung derselben Hauptdurchmesser der Mund- und der Kiemenhöhle bei aktiver Zuschließung der Mund- (und Spritzlöcher-)öffnung; die Hautklappen der äußeren Kiemenöffnungen entfernen sich vom Körper (passive Aufschließung); das Atemwasser tritt durch die letzteren aus.

Bemerkungen. Die Rolle der bei diesen Tieren schon rückgebildeten Spritzlöcher ist gegenüber der Mundöffnung ganz nebensächlich, und zwar bei den Scylliidae mehr, als bei den Mustelidae. Denn wenn man ein Scyllium aus dem Wasser holt und dann nur sein Maul ins Wasser taucht (indem dabei die Spritzlöcher in der Luft bleiben), so kann das Tier, wie gewöhnlich, weiter atmen, indem ein voller Wasserstrom vom Maul durch die äußeren, in der Luft gehaltenen Kiemenöffnungen rhythmisch fließt.

Ein Mustelus in dieselbe Lage gebracht kann zwar weiter atmen, die Menge des Atemwassers jedoch, die durch die Kiemenhöhle passiert, ist auffallend geringer, als normalerweise.

Die normale Zahl der Atembewegungen pro Minute schwankt mit der Größe der Tiere, vor allem aber mit der Temperatur des Wassers (siehe unten). Sie nimmt sofort zu, wenn die Tiere irgendwie gereizt werden.

Aus der direkten Beobachtung und noch besser aus den Kurven (Taf. 4, Fig. 1a, 1b, 2a, 2b) ist in bezug auf die Reihenfolge der Atembewegungen der verschiedenen Abschnitte der Mund- und Kiemenhöhle folgendes zu entnehmen. Die Atembewegungen der Mundhöhlenwand (Hebung bzw. Senkung des Unterkiefers) gehen um eine merkliche Zeit den entsprechenden der Kiemenhöhlenwand voran. Es besteht aber immerhin eine vollständige Koordination bei den zwei entgegengesetzten Atemphasen der verschiedenen Abschnitte, insofern, als nie der Fall vorkommt, daß während z. B. der eine Abschnitt

(Mundhöhle) schon Inspirationsbewegungen ausführt, der zweite Abschnitt (Kiemenhöhle) noch Exspirationsbewegungen vollzieht. Die Exspirationsphase verläuft steiler und ist kürzer, als die Inspirationsphase, welche aus zwei deutlich voneinander trennbaren Abschnitten (vgl. Taf. 4, Fig. 2a) besteht, von denen der erste rasch und steil verläuft, während sich der zweite verhältnismäßig langsam entwickelt.

2. Die Squatinidae (Squatina angelus) nehmen, was deren Atmungsmechanismus anbetrifft, eine ganz eigentümliche Stellung ein. Die Atembewegungen dieses Tieres sind nämlich an der Kiemenhöhlenwand streng lokalisiert; die Mundhöhle (Unter- oder Oberkiefer, Spritzlöcher) führt keine Atembewegungen aus, obwohl sich natürlich sowohl das Maul, wie die hier weiten Spritzlöcher sonst zu ausgiebigen aktiven Bewegungen durch Tätigkeit eigener Muskeln veranlaßt werden können.

Inspiration. Erweiterung hauptsächlich des anteroposterioren Hauptdurchmessers der Kiemenhöhle, die man deutlich an den hier stark entwickelten Hautfalten, die die äußeren Kiemenhöhlenöffnungen bedecken, erkennen kann, während ihre freien Ränder als Klappen aneinander anliegen; das Atemwasser tritt durch die offengehaltenen Mund- und Spritzlöcheröffnungen ein.

Exspiration. Verengerung der Kiemenhöhle durch Zurückziehung der genannten Hautfalten; das Atemwasser tritt durch die äußeren Kiemenöffnungen aus, während es zum Teil auch durch die vorderen Maulöffnungen zurückströmt.

Die Zahl der Atembewegungen ist auffallend groß, damit anscheinend durch die große Frequenz die ungünstigen mechanischen Verhältnisse des Atemwasserstromes ausgeglichen werden können.

Ich sah in der Tat, daß während ein Scyllium catulus im Sommer 52 und im Winter 28 Atembewegungen ausführte, eine Squatina gleicher Länge hingegen im Sommer 122—134 und im Winter 60 Atembewegungen vollführte.

Aus den Kurven (Taf. 4, Fig. 3) ist zu entnehmen, daß auch hier die Exspirationsphase kürzer und rascher verläuft, als die Inspirationsphase, die jedoch kaum irgendwie deutlich in zwei Abschnitte zerfällt.

3. Die Rochen (Torpedinidae, Rajidae, Trygonidae, Myliobatidae) weisen ihrerseits einen einheitlichen Atemtypus auf, der sich von jenem der Scylliidae hauptsächlich dadurch auszeichnet,

daß hier der Eintritt des Atemwassers vor allem, wenn nicht ausschließlich, durch die stark entwickelten Spritzlöcher erfolgt. Die Mundöffnung tritt vollständig zurück; sie greift fast nur bei dyspnoischer Atmung ein.

Inspiration. Erweiterung der Mund- und Kiemenhöhle bei geöffneten (Maul und) Spritzlöchern; Atemwasser tritt durch die Spritzlöcher- (und Maul-)öffnungen ein. Die passive Zuschließung der membranösen Falten der einzelnen äußeren Kiemenöffnungen behindert den Eintritt des Wassers durch dieselben.

Exspiration. Verengerung der Mund- und Kiemenhöhle bei aktiv zugeschlossenen (Maul und) Spritzlöchern; das Atemwasser tritt durch die passiv geöffneten äußeren Kiemenöffnungen aus.

Der Atemwasserstrom geht bei normaler Haltung der Tiere (die gewöhnlich flach im Sande begraben liegen, nur mit Augen und Spritzlöchern aus dem Sande heraus) von oben vorn nach hinten unten.

Es besteht ebenso wie bei den Scylliidae völlige Koordination zwischen den Atembewegungen der verschiedenen Abschnitte der Atemhöhlen.

Aus den hier angegebenen Kurven (vgl. Taf. 4, Fig. 4) von Raja ist leider wenig zu entnehmen, sofern es auf den normalen Atmungsmechanismus ankommt; vor allem deswegen, weil die Kurven der äußeren Kiemenöffnungen fehlen, und weil die feinen Bewegungen der Deckel der Spritzlöcher sich nicht zu einer gewöhnlichen graphischen Darstellung eignen.

b) Teleostier.

Bei der Besprechung des speziellen Atmungsmechanismns der verschiedenen Knochenfische können wir nicht der systematischen Einteilung derselben folgen, weil, wie wir sofort sehen werden, die verschiedenen Atemtypen gar nicht in Zusammenhang mit dem sonstigen anatomischen Bau der Tiere stehen.

1. Zunächst wollen wir den Atemmechanismus derjenigen Fische besprechen, die die große Mehrzahl aller Knochenfische (freischwimmende, nektonische Formen) darstellen, und denen die bisher vor mir untersuchten Süßwasserfische wohl eingereiht werden könnten.

Als Beispiel dieser Fischarten möchte ich die von mir untersuchten Percidae (Serranus cabrilla und scriba), Sparidae (Crysophrys aurata), Sciaenidae (Corvina nigra) und La-

bridae (Crenilabrus pavo, Labrus turdus und festivus) anführen. Sie zeigen einen einheitlichen Atemtypus.

Inspiration. Erweiterung hauptsächlich der dorsoventralen und seitlichen Hauptdurchmesser der Mund- und Kiemenhöhlen bei geöffneter Mundöffnung. Die Erweiterung des antero-posterioren Hauptdurchmessers durch Tätigkeit des Branchiostegalapparates ist vielleicht nicht so bedeutend, obwohl immer ganz deutlich vorhanden. Das Atemwasser tritt durch die Maulöffnung ein, während der freie Rand des Branchiostegalapparates wie die Branchiostegalklappe (vgl. oben S. 200f.) durch dichtes Anliegen am Körper den Zutritt des Außenwassers durch den äußeren Kiemenhöhlenspalt verhindert.

Exspiration. Verengerung der drei genannten Hauptdurchmesser der Mund- und Kiemenhöhlen. Das Atemwasser tritt durch den äußeren Kiemenhöhlenspalt aus, sei es, weil der freie Rand des muskulären Abschnitts der Branchiostega nach außen oben vom Körper aktiv gezogen wird, sei es durch die passive Öffnung der Branchiostegalklappe. Bezüglich dieser letzteren Klappe muß noch hervorgehoben werden, daß ich sie bei allen den untersuchten Fischen gesehen habe (ihr Spiel habe ich aber ganz besonders deutlich bei großen Exemplaren von Serranus hepatus wahrgenommen), und ferner, daß sie sich bei diesen Tieren am hinteren mittleren Punkt des Operculums befindet, so daß durch sie ein Wasserstrom bei der Exspiration entsteht, der von vorn nach hinten (vom Kopf nach dem Schwanz zu) gerichtet ist. Wir werden auf diese Besonderheit später zurückkommen.

Aus den Kurven sind wertvolle Aufschlüsse über den Atemmechanismus dieser Fische zu entnehmen. Wir geben Kurven von Serranus cabrilla (Taf. 5, Fig. 5a, 5b) und von Corvina nigra (Fig. 6) wieder. Die Exspirationsphase ist bei allen kürzer und steiler, wie die Inspirationsphase, welche gewöhnlich aus zwei Zeitabschnitten besteht, von denen der erste steiler verläuft; diese zwei Zeitabschnitte der Inspirationsphase sind besonders deutlich in den Kurven der Branchiostega von Corvina nigra.

Ferner ist zu bemerken, daß zwischen den einzelnen Atmungsakten in den Kurven des Operculums besonders aber in denjenigen des Unterkiefers eine Ruhepause in Inspirationsstellung wahrzunehmen ist (vgl. die Kurven von Corvina nigra beim raschen Gange des Kymographions, in denen die in Rede stehende Ruhepause besonders deutlich hervortritt). Hingegen ist bei den Kurven

der Branchiostega keinerlei solche völlige Ruhepause zu erkennen. Dies will offenbar besagen, daß, nachdem das Maul geöffnet wurde, es eine Zeitlang im unveränderten Öffnungszustand verharrt, während etwa zu gleicher Zeit sich der Branchiostegalapparat langsam völlig ausspannt, indem dadurch das Atemwasser in die Mund- und Kiemenhöhle angesaugt wird.

Auch in diesen Atemkurven der Teleostier ist die Tatsache zu erkennen, daß die Atembewegungen des Unterkiefers denjenigen entsprechenden des Operkularapparates vorangehen; die Hebung des Unterkiefers (Inspiration) findet im letzten Augenblick der Exspirationsphase des Operkularapparates statt. Dagegen verlaufen die Atembewegungen des Kiemendeckels und des Branchiostegalapparates ziemlich gleichzeitig.

Was die Zahl der normalen Atembewegungen bei diesen und unten zu erwähnenden Tieren anbelangt, so schwankt dieselbe zwischen weit entfernten Grenzen in Zusammenhang mit der Tierspezies, der Tiergröße und der äußeren Temperatur. In der Tabelle S. 249 findet man einige solche Zahlen.

2. Als zweite Stufe der verschiedenen Atemtypen der Knochenfische betrachten wir denjenigen Atmungsmodus, welcher als Übergangsbrücke zwischen dem oben beschriebenen ersten und dem unten zu erwähnenden dritten Atemtypus auftritt. Das Unterscheidungsmerkmal dieses zweiten Typus besteht vor allem im Hervortreten der vom Branchiostegalapparat gespielten Rolle, welcher im dritten Atemtypus fast ausschließlich die Erneuerung des Atemwassers bewirkt, unter beinahe völligem Zurücktreten der anderen Abschnitte (Maul, Kiemendeckel).

Als Beispiel dieses zweiten Atemtypus dienen die von mir untersuchten Fischarten: Trigla corax (Cottidae), Dactylopterus volitans (Cataphracti), vielleicht auch Mullus surmuletus (Mullidae) und dann die Gobiidae (Gobius paganellus und G. cruentatus) und die Blenniidae (Blennius gattorugine und B. ocellaris).

Inspiration. Zu der Erweiterung der dorsoventralen und seitlichen Hauptdurchmesser der Mund- und Kiemenhöhlen bei geöffneter Mundöffnung tritt ganz deutlich die Erweiterung des anteroposterioren Hauptdurchmessers durch Ausspannung des Branchiostegalapparates hinzu.

Exspiration. Dementsprechend tritt auch die Verengerung desselben antero-posterioren Hauptdurchmessers besonders deutlich

hervor, indem der freie Rand der Branchiostega nach oben und seitwärts gezogen wird. Die beim Heraustreten des Atemwassers passiv geöffnete Branchiostegalklappe befindet sich durchweg am oberen hinteren Abschnitt des Kiemendeckels, so daß der durch ihr Spiel erzeugte Wasserstrom von unten nach oben (d. h. vom Bauch nach dem Rücken) gerichtet ist (vgl. oben S. 200 f.). Sonst herrschen dieselben Verhältnisse vor, wie beim ersten Atemtypus der Knochenfische.

Vom zweiten Atemtypus geben wir die an Trigla corax und Dactylopterus volitans gewonnenen Kurven (Taf. 5, Fig. 7a, 7b, 8) wieder, von denen mir besonders die ersteren sehr lehrreich erscheinen. Auch hier verläuft die Exspirationsphase kürzer und steiler als die Inspirationsphase, welche ebenfalls in zwei Zeitabschnitte zerfällt. Die Atembewegungen des Unterkiefers gehen auch hier um einen merklichen Zeitintervall voran, denn im letzten Abschnitt der Inspirationsphase der Branchiostega (1—2) findet der erste Abschnitt der Hebung (Exspiration) des Unterkiefers statt. Ganz deutlich tritt ferner hier die Tatsache hervor, daß das Maul, nachdem es sich rasch geöffnet hat (4—5), in Inspirationsstellung eine Zeitlang bewegungslos bleibt, während der Branchiostegalapparat durch langsame Weitausspannung das Atemwasser ansaugt (zweiter Zeitabschnitt der Inspirationsphase [5—6]). Die Ruhepause des Unterkiefers ist an den Kurven in der mit der Abszisse parallel verlaufenden Linie deutlich zu erkennen.

Auch die Pleuronectidae (Solea impar, monochir, lutea, Rhombus laevis, Arnoglossus) gehören hierher. Ihr Atemtypus entspricht im großen und ganzen dem gewöhnlichen Atemtypus der Knochenfische; bei der Inspiration tritt das Atemwasser infolge der Erweiterung der drei Hauptdurchmesser (die Erweiterung der Branchiostega ist immer deutlich zu erkennen) durch das geöffnete Maul ein; bei der Exspiration tritt das Atemwasser infolge der Verengerung der drei Hauptdurchmesser hauptsächlich durch die Branchiostegalklappe des nach oben zu gedrehten Kiemendeckels aus. Diese Branchiostegalklappe befindet sich im medialen Abschnitte des Kiemendeckels, so daß der dabei entstehende Wasserstrom von unten nach oben gerichtet ist. Es bestehen auch hier Kieferklappen, die den Austritt des Atemwassers durch das Maul verhindern. Die eigentümliche Erscheinung an diesen Fischen ist die, daß die Atembewegungen besonders von der nach oben gerichteten Seite des Kopfes ausgeführt werden, entsprechend dem asymmetrischen Bau des Körpers dieser Tiere, obwohl die auf dem

Meeresboden ruhende Seite (Kiemendeckel und Branchiostegalapparat) doch nicht völlig untätig erscheinen.

3. Wie gesagt, zeichnet sich der dritte Atemtypus dadurch aus, daß die Atembewegungen fast ausschließlich im Branchiostegalapparat, welcher infolgedessen eine ausnehmende Entwicklung erreicht, lokalisiert sind. Die übrigen Abschnitte des Atmungssystems (Maul, Kiemendeckel) nehmen, wenigstens bei der Eupnoe (ruhiger Atmung des ungestörten Tieres), beinahe keinen Anteil an der Atemmechanik; erst bei (Intensität-) Dyspnoe (forcierter Atmung infolge z. B. von erhöhter Temperatur oder von O_2-Mangel) führen auch diese Abschnitte Atembewegungen aus.

Als Beispiele dieses Atemtypus dienen die von mir untersuchten Fischarten: Scorpaenidae (S. scrofa, porcus, ustulata), Trachinidae (T. draco, vipera, Uranoscopus scaber), Pediculati (Lophius piscatorius).

Inspiration. Die Erweiterung der Maul- und Kiemenhöhle erfolgt beinahe ausschließlich durch Ausspannung des Branchiostegalapparates durch Zusammenziehung der hier stark entwickelten Mm. exstensores (vgl. S. 195) der Radii branchiostegi. Das Atemwasser tritt durch das offen gehaltene Maul ein, während der freie Rand der Branchiostega dicht am Leib gehalten wird.

Exspiration. Durch darauffolgende Zusammenziehung der Mm. flexores (vgl. S. 195) der Radii wird die Membrana branchiostega nach oben und außen gezogen, wodurch das Atemwasser aus der äußeren Kiemenöffnung austritt, während die Maulöffnung hauptsächlich durch die passive Erhebung der Kieferklappen zugeschlossen wird. Auch hier besteht ausnahmslos die Branchiostegalklappe, welche ebenso wie in der II. Gruppe am hinteren oberen Abschnitte des Kiemendeckels angebracht ist, so daß der Atemwasserstrom der Exspiration von unten nach oben gerichtet ist.

Bezüglich dieser Branchiostegalklappe finden wir jedoch bei den verschiedenen Gliedern dieser III. Gruppe verschiedene Verhältnisse. Während z. B. bei den Scorpaeniden und Trachiniden dasselbe gilt, wie bei Trigla corax, wird am Uranoscopus die Branchiostegalklappe und überhaupt der ganze äußere Spalt des Branchiostegalapparates seitlich von einer umgebogenen Lamelle aus Knochen und Haut, wie von einer Rinne, gedeckt und geschützt. Diese Lamelle stellt eine Fortsetzung des Kiemendeckels selbst dar. An beiden Seiten

des Rückens des Fisches, dort wo die Grenze zwischen dem Kopfe und dem Rumpfe liegt, erkennt man deshalb je eine elliptische Öffnung, welche von dieser flügelartigen Fortsetzung des Kiemendeckels gebildet wird. Innerhalb dieser Öffnung findet sich eben die Branchiostegalklappe, durch welche der Wasserstrom bei der Exspiration durchgeht, was an dem Wirbeln des Sandes deutlich zu erkennen ist, wenn Uranoscopus, seiner Gewohnheit gemäß, im Sande völlig vergraben liegt, bloß mit den Augen, der Maulöffnung und diesen Kiemendeckelspalten außerhalb desselben. Diese flügelartigen Fortsätze des Kiemendeckels erscheinen dann als zweckmäßige Vorrichtungen, einerseits um den Branchiostegalapparat vor dem Sande zu schützen und andererseits um den Weg des Atemwassers nach außen frei zu gewähren. Der Atemwasserstrom läuft dann bei diesem Fische vom Maule (oben) nach den Kiemen (unten) zu (Inspiration) und von den Kiemen (unten) nach der Branchiostegalklappe und der Rinne des Kiemendeckelfortsatzes entlang nach dem Rücken (oben) zu (Exspiration).

Eigentümliche Verhältnisse bezüglich des Branchiostegalapparates finden wir ferner bei den Pediculati (Lophius piscatorius), die, wie gesagt, auch zu dieser Gruppe gehören. Vom gesamten Spalt, der vom freien Rand des Branchiostegalapparates und dem Körper gebildet ist, ist bei diesen Fischen bloß die Branchiostegalklappe vorhanden. Die ganz ungeheuer entwickelte Branchiostega bildet hier jederseits eine große Tasche um die Kiemenbögen herum, da ihr freier Rand mit dem Maulboden verwachsen ist. Nur in ihrem seitlichen hinteren Abschnitt findet sich eine verhältnismäßig enge Öffnung, welche von einer passiv bewegten Membranklappe zugedeckt ist, die nur bei der Exspiration abgehoben wird, um dem Atemwasserstrom freien Austritt zu gestatten; dies entspricht eben der oben bei Trigla usw. genau beschriebenen Branchiostegalklappe.

Eine ähnliche Veränderung des äußeren Kiemenwandspaltes durch Verwachsung des freien Randes der Branchiostega mit dem gegenüberliegenden Körperabschnitte und bloß unter Beibehaltung desjenigen Abschnittes des Spaltes, der der Branchiostegalklappe entspricht, für den Austritt des Atemwassers, finden wir auch bei vielen anderen Fischarten, wie z. B. Muraenidae, Lophobranchii und Plectognati (Balistes).

Von den bei den einzelnen Fischarten dieser III. Gruppe gewonnenen Kurven der Atembewegungen werden hier einige Abschnitte von den Kurven von Scorpaena scrofa (I und II,

Taf. 6), von Uranoscopus scaber und endlich von Lophius piscatorius (Taf. 7) wiedergegeben.

In den Kurven von Scorpaena scrofa I (Fig. 9) wurden die Atembewegungen vom Unterkiefer und vom Operculum verzeichnet. Es handelte sich um ein stark dyspnoisch atmendes Tier, weshalb sowohl die Atembewegungen des Maules, wie diejenigen des Operculums abnormerweise ausgiebig sind.

Den gewöhnlichen, natürlicheren Verhältnissen der normalen Atmung dieser Tiere entsprechen viel eher die Kurven von Scorpaena scrofa II (Fig. 10a, 10b), wo die geringfügigen Atembewegungen des Operculums und die sehr ausgiebigen Atembewegungen des Branchiostegalapparates verzeichnet wurden.

Der hier beschriebene Atemtypus wird ferner noch deutlicher von den Atemkurven am Uranoscopus scaber illustriert (Fig. 11a, 11b). Das Operculum (und das Maul) bleibt bei normaler ruhiger Atmung völlig unbeweglich, während die Erneuerung des Atemwassers bloß durch die Bewegungen des Branchiostegalapparates besorgt wird.

Auch in den Atemkurven von Lophius piscatorius ist das Überwiegen des Branchiostegalapparates deutlich zu erkennen. Hier bestehen aber fast immer normalerweise auch Bewegungen des Maules, die wie immer denjenigen der Branchiostega vorangehen. Eigentümlich ist hier ferner die äußerste Langsamkeit des Atemrhythmus (Fig. 12) und die große Ausdehnung der einzelnen Atembewegungen; es ist wohl zu bemerken, daß die durch die Schreibhebel erzeugte Vergrößerung der wirklichen Bewegungen hier bedeutend geringer war, als bei den übrigen Kurven.

Aus der Gesamtheit dieser Kurven ist zu entnehmen, daß auch bei dieser Gruppe die Exspirationsphase kürzer und steiler in einem Zuge erfolgt, während die Inspirationsphase länger und in zwei Zeitabschnitten sich vollzieht, von denen der erste schneller und steiler verläuft. Diese Eigentümlichkeiten in dem Verlauf der Inspirationsphase sind auch hier bloß in den Bewegungen des Branchiostegalapparates deutlich zu erkennen, da sich die Bewegungen des Maules darauf beschränken, daß der Hebung des Unterkiefers (Exspiration) eine etwa ebenso rasche und umfangreiche Senkung des Unterkiefers (Inspiration) folgt, worauf das Maul im Öffnungszustand (Ruhepause in Inspirationsstellung) unbeweglich verharrt, während das Atemwasser durch die die Mund- und Kiemenhöhle erweiternden Bewegungen des Branchiostegalapparates angesaugt wird.

4. In der vierten Gruppe der Teleostier, nach ihrem Atemtypus eingeteilt, werde ich alle übrigen von mir untersuchten Knochenfische einreihen, nämlich Muraenidae, Syngnathidae und Sclerodermi. Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Fischen ist ihnen allen gemeinsam das mehr oder minder völlige Fehlen des für die Atemmechanik der ersten charakteristischen Branchiostegalapparates. Wie gesagt, vom ganzen äußeren Kiemenwandspalt ist hier bloß eine verhältnismäßig kleine Öffnung vorhanden, die mit einer passiv bewegten Hautfalte versehen der eigentlichen Branchiostegalklappe der gewöhnlichen Knochenfische entspricht. Außerdem sind die integrierenden Bestandteile (Knochen, Muskeln und Gelenke) des Branchiostegalapparates selbstverständlich mehr oder minder gänzlich verschwunden oder tiefgehend verändert. So finden wir deutliche Reste der Branchiostegalstrahlen bei Conger vulgaris, welche aber noch geringfügiger werden und kaum noch zu erkennen sind bei Muraena helena; dagegen ist das beschriebene Muskelsystem dieses Apparates überhaupt nicht vorhanden (vgl. Borcea l. c.). Auch der Kiemendeckel hat dementsprechend tiefgehende Veränderungen erfahren. Eine Andeutung des Überganges von den gewöhnlichen Fischarten zu den hierhergehörenden fanden wir übrigens im Lophius piscatorius.

Außer dem besprochenen Merkmale des Fehlens eines wahren Branchiostegalapparates zeigen sonst die verschiedenen zu dieser Gruppe gehörenden Familien kaum andere gemeinsame Kennzeichen in ihrem Atemmechanismus.

Ich will zunächst und vor allem den Atemmechanismus der Muraenidae besprechen, sei es, weil sie schon in der Literatur sehr oft zum Untersuchungsgegenstand gewählt wurden, sei es, weil sie ein schönes Beispiel für einen Atemmodus liefern, der sich von den bisher besprochenen wesentlich auszeichnet, und der wahrscheinlich, wie eingangs gesagt, zur weit verbreiteten Theorie der Fischatmung, die man als eine Art von Deglutition betrachtete, führte oder derselben als Stütze diente und noch dienen kann.

Zuerst ist hier die Tatsache hervorzuheben, daß die Kiemenhöhlen räumlich von der Mundhöhle getrennt liegen, indem sie mit letzterer durch verhältnismäßig kleine (jederseits fünf) Öffnungen kommunizieren. Mund- und Kiemenhöhlen besitzen keine gemeinsame starre Wand, wie es bei den bisher betrachteten Fischen der Fall ist (Operkularapparat), sondern sie werden von einer Art Schlauch von Haut und Muskeln umgeben, der an die Verhältnisse der Selachier oder an die des Ösophagus erinnern kann. Tatsäch-

lich kann Erweiterung oder Verengerung des ersten Abschnittes (Mundhöhle) unabhängig von ähnlichen Veränderungen in den Kiemenhöhlen stattfinden, und jedenfalls wird das Atemwasser vom Maul zu den Kiemenhöhlen und von den Kiemenhöhlen nach außen wie durch eine peristaltische Welle weiter getrieben, so daß Erweiterung des ersten Abschnittes zu einer Zeit eintritt, in welcher Verengerung des zweiten noch besteht. Rückströmung des Atemwassers wird sowohl durch passiv bewegte ventilartige Vorrichtungen (der inneren kleinen Kiemenhöhlenöffnungen) wie durch aktive Zusammenschnürung der verschiedenen Abschnitte des Schlauches verhindert.

Bei Muraena helena kann man leicht die Trennung der Atembewegungen des ersten Abschnittes der Mundhöhle (Ober- und Unterkiefer, beide gegeneinander beweglich und von jedem jede seitliche Hälfte ebenfalls beweglich) durch folgenden Versuch feststellen. Muraena gilt bekanntlich mit Recht als ein recht lebhaftes und kriegerisches Tier; es verteidigt sich rasch und prompt gegen jegliche drohende Gefahr mit Bissen, die auch für den Menschen wegen der spitzen Zähne, mit denen die Kiefer dieses Tieres bewaffnet sind, unangenehm werden können. Nähert man sich nun der Glaswand eines Bassins, in dem eine normale Muraena lebt, so reagiert das Tier sofort mit Weitaufmachen des Maules, welches zunächst mit Sistierung der Atmung einhergeht. Beide Kiefer bleiben drohend so lange geöffnet stehen, als man nahe dem Bassin bleibt, was unter Umständen einige Minuten dauern kann; jede rasche Bewegung des Kopfes oder der Hand in der Richtung gegen das Tier ausgeführt, kann dieses sofort dazu veranlassen, das geöffnete Maul mit einer schnellen Bewegung gegen die Glaswand zu schlagen, während sich beide Kiefer zum Beißen schließen. Wird hingegen jede rasche drohende Bewegung vermieden, so verharrt die Muraena mit beiden Kiefern unbeweglich weit geöffnet. In diesem Zustand beobachtet man nun für gewöhnlich, daß nach einer mehr oder minder langen Pause die Atembewegungen der übrigen Partien der Mund- und Kiemenhöhlenwände wieder beginnen, während die Kiefer in Öffnungsstellung verharren, immer bereit, auf jede rasche Bewegung des Feindes zuzuschlagen. Bei diesen wiederkehrenden Atembewegungen beobachtet man nun, daß sie mit der aktiven Zusammenschnürung des Isthmus zwischen dem Ende der Kiefer und dem Beginn der Schlundhöhle beginnen, und sich von dort auf die übrigen Partien peristaltisch fortpflanzen. Unter normalen Zuständen dagegen sind die Atembewegungen der Kiefer (Senkung des Unter-

kiefers bei der Inspiration, und Hebung bis zur völligen Schließung des Maules desselben bei der Exspiration) immer vorhanden und verhältnismäßig recht ausgesprochen.

Inspiration. Demnach besteht die Inspirationsphase bei Muraena helena (und Conger vulgaris) zuerst in der Senkung des Unterkiefers, worauf Erweiterung der drei Hauptdurchmesser der Mund- und Schlundhöhle und darauf Erweiterung der Kiemenhöhlen folgt, während schon die ersten aktiv verengert werden.

Exspiration. Die kontraktorische Welle der Wände pflanzt sich auf die Kiemenhöhlenwände fort, wodurch das Atemwasser aus der äußeren, mit Membranventilen versehenen Kiemenhöhlenöffnungen ausgetrieben wird, während zu gleicher Zeit schon die Inspirationsphase bei den vorderen Abschnitten begonnen hat.

Die von mir wiedergegebenen Atemkurven von Conger vulgaris veranschaulichen deutlich die besprochenen Eigentümlichkeiten des Atemmechanismus der Muraenidae. Was zunächst die zeitlichen Beziehungen zwischen den Atembewegungen des Maules (Unterkiefers) und der mittleren seitlichen Stelle der Kiemenhöhlenwand anlangt, so erkennt man daraus klar, daß die Atembewegungen des Maules etwa um einen halben Zyklus vorangehen, daß nämlich während z. B. der Unterkiefer gehoben wird (Exspiration, an der Kurve 1—2), die Kiemenhöhlenwand noch erweitert wird (Inspiration, 1—2) usw. (Taf. 8).

Der peristaltische Charakter der Atembewegungen der Kiemenhöhlenwand tritt aber noch deutlicher in der Beschaffenheit der Kurven zur Geltung. Vergleicht man z. B. die vorliegenden Atemkurven (B) mit denjenigen vom entsprechenden Abschnitte (Branchiostegalapparat oder Kiemendeckel) bei Trigla oder bei Uranoscopus oder bei Lophius usw., so kann man nicht umhin, sofort einen wesentlichen Unterschied hier zu erkennen. Während dort die Exspirationsphase sich von der Inspirationsphase gründlich auszeichnet, indem sie in einem Zuge rasch und steil erfolgte, finden wir hier keinen so stark hervortretenden Unterschied. Im allgemeinen verläuft wohl auch hier die Exspirationsphase kürzer und etwas steiler, der Unterschied ist aber kaum wahrnehmbar und nicht immer vorhanden (vgl. z. B. Fig. 13 b), indem der Atemrhythmus der Aufeinanderfolge von echten regelmäßig ablaufenden peristaltischen Wellen ähnelt.

Von den übrigen Atemtypen, die ich ebenfalls der IV. Gruppe nur deswegen zurechne, weil bei den entsprechenden Fischarten eine gleiche Verwachsung des Branchiostegalrandes vorhanden ist, wie

bei den Muraenidae, obwohl sie sonst von ihnen stark abweichen, sei zunächst der Atemmechanismus von den Syngnathidae (Syngnathus acus, Hippocampus brevirostris und H. guttulatus) besprochen. Wegen ihrer Kleinheit eigneten sie sich nicht zur Verzeichnung ihrer Atembewegungen, so daß ich mich auf die direkte Beobachtung beschränken mußte.

Schon ihren Namen verdankte diese Familie dem Umstande, daß ihre beiden langen starren Kiefer miteinander verwachsen sind, während sich die Maulöffnung am vorderen Ende dieses Rohres wie ein verhältnismäßig kleiner Querspalt befindet, der durch aktive Hebung eines beweglichen Fortsatzes des Unterkiefers zugeschlossen wird. Das von den beiden zusammengewachsenen Kiefern gebildete Rohr erscheint im Durchschnitt folgendermaßen: △; seine Wände sind nicht starr und unbeweglich, sondern durch Abflachung des unteren Winkels wird der Binnenraum bei jeder Inspirationsphase rhythmisch erweitert, um bei der darauffolgenden Exspirationsphase durch eine entgegengesetzte Bewegung verengert zu werden.

Dieses Rohr mündet seinerseits in die weiten Kiemenhöhlen ein, deren Wände ebenfalls bei der Exspiration nach außen gezogen werden, wodurch Erweiterung der drei Hauptdurchmesser der genannten Höhlen bewirkt wird; das Atemwasser tritt infolgedessen durch die geöffnete Maulöffnung in die Kiemenhöhlen ein. Darauf folgt die aktive Verengerung (Exspiration) dieser Höhlen, während die Maulöffnung aktiv geschlossen wird; das Atemwasser tritt durch die kleinen äußeren Kiemenhöhlenöffnungen aus, die sich am Rücken des Tieres, an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf nahe einander befinden. Sie sind, wie immer, mit Membranventilen versehen, die den Zutritt des Seewassers durch dieselben bei der Inspiration verhindern. Dadurch entsteht ein Strom des Exspirationswassers, der von vorn nach hinten, d. h. vom Bauch zum Rücken gerichtet ist, welcher, wie wir sehen werden, die Vorwärtsbewegungen dieser Tiere unterstützen. Diesen Strom des Exspirationswassers kann man leicht beobachten, wenn man das Tier an der Oberfläche des Wassers hält, so daß, während das Maul ins Wasser taucht, die äußeren Kiemenhöhlenöffnungen entweder außerhalb des Wassers oder eben noch ins Wasser zu stehen kommen; dann sieht man deutlich, daß bei jeder Exspiration (Verengerung der Atemhöhlen) zwei Wasserstrahle aus den passiv geöffneten Löchern ausgetrieben werden. Dazu braucht man nur, wie wir noch erwähnen werden, das vordere Ende des Rostrums ins Wasser zu tauchen, und das ganze Tier sonst aus dem Wasser heraus zu

halten; wie eine abwechselnd saugende und drückende Pumpe saugt dann der Atmungsapparat rhythmisch Wasser durch die vordere Maulöffnung ein (Inspiration), um es in der darauffolgenden Zeitperiode durch die Löcher des Rückens auszutreiben (Exspiration).

Was die zeitliche Reihenfolge der Atembewegungen in bezug auf die verschiedenen Partien des Atmungsorgans anlangt, so kann ich aus meinen direkten Beobachtungen nur schließen, daß sie ziemlich bei den verschiedenen Abschnitten zusammenfallen, obwohl vielleicht die Maulbewegungen um etwas vorangehen, was immerhin nur einen ganz geringen Zeitbruchteil betragen dürfte.

Schließlich will ich noch den Atmungsmechanismus von Balistes capriscus (Sclerodermi) besprechen. Auch diesen Atemmodus habe ich der IV. Gruppe zugerechnet nur wegen der Verwachsung des Branchiostegalrandes und wegen des Fehlens des typischen Branchiostegalapparates der übrigen oben besprochenen Knochenfische. Sonst ist der Atemtypus dieses Fisches sehr ähnlich demjenigen der I. Gruppe der freischwimmenden Fische, die, wie gesagt, die größte Mehrzahl der Knochenfische bilden. Hier tritt in den Vordergrund hauptsächlich die inspiratorische Erweiterung bzw. exspiratorische Verengerung des seitlichen Hauptdurchmessers der Mund- und Kiemenhöhlen. Die verhältnismäßig enge Mundöffnung ist mit wohl entwickelten Kieferklappen (am Ober- wie Unterkiefer) versehen, die, wie immer, den Austritt des Exspirationswassers verhindern. Die äußeren zwei Kiemenhöhlenöffnungen sind ebenfalls mit ventilartigen Hautfalten versehen, die den Branchiostegalklappen entsprechen und welche den Strom des Exspirationswassers von vorn nach hinten bedingen. Sie sind in der Mittellinie des Körpers als Querspalte angebracht.

Aus den wiedergegebenen Kurven (Taf. 9) ist ferner zu entnehmen, daß auch hier die Exspirationsphase kürzer und steiler verläuft, als die Inspirationsphase. Was die zeitliche Aufeinanderfolge der Atembewegungen der verschiedenen Partien des Atemorgans betrifft, so kann ebenfalls daraus geschlossen werden, daß sie ziemlich genau miteinander zusammenfallen.

V. Zusammenfassung und Deutung der Ergebnisse bezüglich der verschiedenen Atemtypen der untersuchten Fische.

Als direkte Schlußfolgerung des Gesagten kann der Satz aufgestellt werden, daß es keine einheitlichen und immer wieder-

kehrenden Atmungsmechanismen bei den verschiedenen Fischen gibt, wie es alle Forscher bisher in einer allzu schematischen und einseitigen Betrachtungsweise anzunehmen neigten. Freilich könnte man auf alle Fälle die verschiedenen Atemtypen als Variationen einer einheitlichen Grundform auffassen; diese Variationen gehen dann aber soweit auseinander, daß neben der Atemformel, wie sie P. Bert für allgemeingültig hielt, die Atemformel von Duvernoy, die der erstere gerade bekämpfte, in Wirklichkeit noch aufrecht erhalten werden kann. Es sei nur in dieser Hinsicht an die Eigentümlichkeit des Atmungsmechanismus der Muraenidae (eine wahre Wasserdeglutition durch die Kiemen) und an diejenigen der übrigen Knochenfische (bei denen eine solche Atemform sicher nicht vorkommt) erinnert.

Indessen gibt es noch in den verschiedenen Atemtypen einige allgemeingültige und allen gemeinsame Merkmale, die eben für die Lehre einer einheitlichen Grundform der wasseratmenden Fische im Gegensatz zur Atmung der übrigen luftatmenden Landwirbeltiere ebensoviele Argumente darstellen. Von diesen allgemeinen Merkmalen der Fischatmung wollen wir hier das eine folgende in Betracht ziehen; andere allgemeine Eigentümlichkeiten der Fischatmung werden wir im Abschnitte VI kennen lernen. Die Einheitlichkeit der verschiedenen Atemtypen der Fische findet übrigens ihren klaren Ausdruck in dem einheitlichen anatomischen Bau des Gesamtatemapparates.

Dieses allgemeingültige Merkmal in dem Atmungsrhythmus der Fische besteht darin, daß, wie wir gesehen haben, die Exspirationsphase kürzer ist und dementsprechend steiler (in einem Zuge) verläuft, wie die Inspirationsphase, welche für gewöhnlich in zwei Züge oder Zeitabschnitte zerfällt, von denen der erste, sofort nach dem vorangehenden Exspirationsakte einsetzend, rasch und steil verläuft, während der zweite langsamer und flacher vonstatten geht. Dies gilt hauptsächlich für die Atembewegungen derjenigen Abschnitte des Atemapparates, welche die Atemwassererneuerung im engeren Sinne bewirken, d. h. Operkular- und Branchiostegalapparat oder die ihnen entsprechenden Partien bei den Fischen, die sie entbehren. Es gilt dagegen nicht für die Atembewegungen des Maules, die die Bedeutung der sog. konkomitierenden Atembewegungen der Warmblüter hier besitzen, indem sie in geeigneter Weise die Wege

ändern, die das Atemwasser von den ersteren Gebilden angesaugt und bewegt, passieren muß.

Diese Merkmale der Atemphasen der Fische sind nun für diese Tiere charakteristisch, denn vergebens suchen wir nach einer Übereinstimmung in dieser Hinsicht mit den Merkmalen, die die Atembewegungen der übrigen Landwirbeltiere aufweisen. Sie stehen offenbar in engem Zusammenhang mit der speziellen Wasseratmung dieser Tiere, welche, wie oft gesagt, eine ganz verschiedene Art von Erneuerung der im Wasser gelösten Gase erfordert, als die Lungendurchlüftung. Es ist mithin als verfehlt die Lehre zu bezeichnen, die P. Bert in seinem Buche über die vergleichende Physiologie der Atmung aufstellte, daß nämlich schon in den Merkmalen der Atembewegungen der Fische die für die sämtlichen Wirbeltiere ausnahmslos geltende Tatsache zu erkennen ist, daß die Exspirationsphase länger ist, als die entsprechende Inspirationsphase.

Wir sahen denn in unseren Untersuchungen, daß dieser Satz für die Atmung der Fische überhaupt unzutreffend ist.

Wollte man nun die Ursachen oder die Bedingungen erforschen, die zur beschriebenen Verschiedenheit der Atemtypen von Tierformen, die sonst dieselbe Organisation, denselben Bau und dieselben Funktionen durchwegs aufweisen, geführt haben, so glaube ich hauptsächlich die Art und Weise des Lebens, welchem die einzelnen Fische sich angepaßt haben, die sog. biologischen Faktoren in Betracht ziehen zu müssen.

Die zahllosen Fischarten, die das Meer bewohnen, können nicht nur nach der üblichen und bekannten zoologischen Klassifikation, die vor allem vom anatomischen Gesichtspunkt ausgeht, eingeteilt werden, sondern auch nach den Sitten und der Art ihrer eigenen Lebensweise. Wie wir unter den Tierformen des Festlandes Tiere unterscheiden, die am Boden der Erdkruste leben gegenüber den Luftbewohnern (Vögel und Insekten), ebenso müssen wir unter den Meeresbewohnern Fische unterscheiden, die an der Oberfläche des Meeresbodens oder im Sand des Meeresbodens eingegraben für gewöhnlich sitzen, von denjenigen, die niemals am Boden ruhen und fortwährend ihr ganzes Leben frei schwimmend im Wasser verbringen. Zur ersten Reihe der Fische, die man Grundfische oder Bodenfische (sog. benthonische Formen) benannt hat, gehören z. B. unter den Selachiern die Rajidae, die Squatinidae, und unter den Knochenfischen die Scorpaenidae, Trachinidae

Pediculati, Pleuronectidae, Blenniidae und Gobiidae. Zur zweiten Reihe der Fische, die man Freischwimmer oder pelagische Fische (nektonische Formen) benannt hat, und welche die überwiegende Mehrzahl aller Fischarten bilden, gehören Percidae, Sparidae, Sciaenidae, Stromateidae, Sclerodermi usw.

Wie immer in solchen Fällen, gibt es auch hier naturgemäß Tierformen, welche als Bindeglieder zwischen der ersten und der zweiten Reihe zu betrachten sind und alle möglichen Übergänge von der seßhaften Lebensweise der ersten Gruppe zur beweglichen wandernden Lebensart der zweiten bilden. Zu dieser dritten Gruppe von Fischformen, die also teils am Boden sitzen und teils im Wasser freischwimmend leben, gehören unter den Selachiern die Scylliidae, und unter den Knochenfischen Mullidae, Cottidae, Cataphracti (alle mit überwiegendem Merkmal der Seßhaftigkeit), dann Labridae und Motella tricirrata, ferner Muraenidae (mit vorwiegenden Merkmalen des wandernden Lebens). Syngnathidae können direkt zur ersten Gruppe der seßhaften Fischformen zugerechnet werden.

Diese Einteilung nach dem Habitat der verschiedenen Fische hatte sich schon längst im Studium der gesammten Meeresbiologie als notwendig erwiesen; so finden wir, daß man schon im allgemeinen eine Meeresgrundfauna bzw. -flora (Benthos) von der pelagischen Fauna bzw. Flora (Plankton) getrennt hat. Bezüglich des Planktons hat man mehrere Zonen je nach der Wassertiefe (und zwar vor allem nach den in den verschiedenen Wasserschichten herrschenden Lichtverhältnissen) des Wassers in Unterabteilungen eingeteilt, die aber für uns im vorliegenden Falle nicht in Betracht kommen.[1])

Sehen wir nun zu, was für einen Sinn diese Einteilung für das Verständnis der Verschiedenheit der beschriebenen Atemtypen der Fische besitzen kann. Zunächst ist wohl die bemerkenswerte Tatsache hervorzuheben, daß diese Einteilung mit der Einteilung der Fische nach ihren einzelnen Atemmechanismen im großen und

[1]) Notizen über diesbezügliche Verhältnisse im Mittelmeer findet man — außer in der bekannten Chun'schen Abhandlung — in S. Lo Bianco, Pelagische Tiefseefischerei der „Maja" in der Umgebung von Capri, Jena 1904; sowie in S. Lo Bianco, Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht „Puritan" nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. Mitteil. aus der Zoolog. Stat. zu Neapel, 16. Bd., 1. u. 2. Heft, 1903.

ganzen übereinstimmt, wie aus den folgenden zusammenfassenden Tabellen deutlich hervorgeht.

(Siehe Tabellen S. 222—224.)

Wenn man nun nach einer Erklärung dieses eigentümlichen Zusammenhanges sucht, so muß man, meiner Ansicht nach, besonders folgende Betrachtungen anstellen. Von der in der Biologie wohl berechtigten Anschauung ausgehend, daß die verschiedenen Atemtypen einer zweckmäßigen Anpassung des Atemmechanismus an die besonderen Lebensbedingungen der verschiedenen Fische entsprechen, müssen wir zunächst im vorliegenden Falle sehen, hauptsächlich ob bei den Knochenfischen des Nektons die Atembewegungen des Branchiostegalapparates für die Atemwassererneuerung nicht so notwendig erscheinen, wie es bei denjenigen des Benthos der Fall ist; denn die ersteren gehören zu der ersten Gruppe der Atemtypen, während die letzteren wesentlich der dritten oder zweiten Gruppe angehören.

Was bezwecken nun in letzter Instanz die Atembewegungen des Branchiostegalapparates denjenigen der Kiemendeckel gegenüber? Nach dem oben Gesagten kann die Antwort darauf sofort gegeben werden: die Atembewegungen des Branchiostegalapparates bewirken Erweiterung bzw. Verengerung der Atemhöhle nach ihrer longitudinalen Richtung, d. h. bewirken einen Wasserstrom, der vom Maul zu den Kiemen, und von den Kiemen zum Ausgang (Branchiostegalklappe) geht; mit anderen Worten einen Wasserstrom, der gerade der zweckmäßigen Wassererneuerung bei der Atmung dieser Tiere entspricht, in Rücksicht auf die eigentümlichen räumlichen Verhältnisse der Kiemen. Von diesem Gesichtspunkt aus stellen die Atembewegungen des Branchiostegalapparates die bedeutendsten Atembewegungen überhaupt dar.

Was bewirken dagegen die Atembewegungen des Kiemendeckels? Verschiebungen des seitlichen Hauptdurchmessers der Atemhöhle, wodurch auch sie — bei den gegebenen Verhältnissen der mit Ventilen versehenen Mundöffnung und Branchiostegalöffnungen — in letzter Instanz eine Wassererneuerung in dem angegebenen Sinne erzeugen; sie entsprechen aber, von einem rein mechanischen Standpunkt aus, offenbar nicht so sehr direkt dem Zwecke der Erzeugung eines Wasserstromes von vorn nach hinten, wie gerade die eben besprochenen Atembewegungen des Branchiostegalapparates.

Bei den pelagischen, freischwimmenden Fischen, die also ihr Leben immer in Bewegung verbringen, kommt aber ein Umstand in

Knochen-

Atemtypen	Fischarten
I. Atemtypus: ausgezeichnet durch die hervorragende Bedeutung der Kiemendeckelbewegungen, während die Branchiostegalbewegungen zurücktreten (vgl. Seite 206).	Percidae (Serranus cabrilla, scriba, hepatus, Polyprion cernium) Sparidae (Chrysophris aurata) Sciaenidae (Corvina nigra) Stromateidae (Stromateus fiatola) Cepolidae (Cepola rubescens) Labridae (Crenilabrus pavo, Labrus turdus, Labrus festivus) Ophidiidae (Fierasfer acus, Ophidium barbatum)
II. Atemtypus: Übergang zum dritten, dadurch ausgezeichnet, daß die vom Branchiostegalapparat gespielte Rolle eine größere Bedeutung gewinnt (vgl. Seite 208).	Mullidae (Mullus surmuletus) Cottidae (Trigla corax) Cataphracti (Dactylopterus volitans) Gobiidae (Gobius paganellus, cruentatus) Blenniidae (Blennius gattorugine, ocellaris) Gadidae (Motella tricirrata) Pleuronectidae (Solea impar, monochir, lutea, Rhombus laevis, Arnoglossus)
III. Atemtypus: ausgezeichnet durch die hervorragende Bedeutung der Branchiostegalbewegungen (vgl. Seite 210).	Scorpaenidae (Scorpaena porcus, scrofa, ustulata) Trachinidae (Trachinus draco, vipera, Uranoscopus scaber) Pediculati (Lophius piscatorius)
IV. Atemtypus: ausgezeichnet durch das Fehlen eines wahren Branchiostegalapparates; die einzelnen Fischarten zeigen jedoch keine einheitliche Atemform, unter ihnen befinden sich z. B. einige, die zum I. Atemtypus sonst gehören könnten (vgl. Seite 213).	Muraenidae (Conger vulgaris, Muraena helena, Sphagebranchus coecus) Syngnathidae (Hippocampus brevirostris, guttulatus, Syngnathus acus) Sclerodermi (Balistes capriscus)

Merkmale der Atemwerkzeuge: Fehlen der Spritzlöcher, Vor-
Apparates, ein einheitlicher Kiemenhohlraum zu jeder Seite.

fische.

Biologische Meereszonen	Fischarten
Gruppe des Nektons: pelagische Fischarten, freischwimmende Formen des Meeres, die nie am Boden vorkommen. Ausgezeichnete Schwimmer.	Percidae Sparidae Sciaenidae Stromateidae Cepolidae Ophidiidae Sclerodermi
Gruppe der Übergangsformen vom Plankton zum Benthos: gewöhnlich, in den Ruhestadien, sitzen sie am Meeresboden oder an den Küstenfelsen, in den Tätigkeitsperioden schwimmen sie im Meere frei. Zum Teil gute und zum Teil mäßige Schwimmer.	Labridae Mullidae Cottidae Cataphracti Muraenidae Gadidae (Motella) Gobiidae Blenniidae
Gruppe des echten Benthos: Grund- oder Bodenfische, seßhafte Formen, gewöhnlich sitzen sie am Boden des Meeres oder im Sand desselben eingegraben. Schlechte Schwimmer.	Scorpaenidae (Syngnathidae) Trachinidae Pediculati Pleuronectidae

handensein des Branchiostegalapparates oder eines ähnlich wirkenden

Knorpelfische.

Atemtypus	Fischarten	Biologische Meereszonen	Fischarten
I. Atemtypus: dadurch ausgezeichnet, daß die Mundöffnung den wesentlichsten Eingang des Inspirationsatemwassers darstellt, während die Spritzlöcher eine ganz untergeordnete Rolle dabei spielen (vgl. S. 204).	Scyllidae (Scyllium catulus, canicula) Mustelidae (Mustelus laevis)	Formen, die sowohl zum Nekton, wie zum Benthos gehören: in den Ruheperioden liegen sie am Boden, sonst schwimmen sie im Meer frei. Ausgezeichnete Schwimmer.	Scyllidae Mustelidae (Trygonidae?) (Myliobatidae?)
II. Atemtypus: dadurch ausgezeichnet, daß die Öffnungen der Spritzlöcher die Haupteingänge für das Atemwasser darstellen, unterscheidet sich vom III. weil die Spritzlöcherklappen keine Atembewegungen ausführen (vgl. S. 205).	Squatinidae (Squatina angelus)		
III. Atemtypus, dadurch ausgezeichnet, daß die Spritzlöcher die Haupteingänge für das Atemwasser darstellen, ihre Klappen führen koordinierte Atembewegungen aus.	Torpedinidae (T. ocellata, marmorata) Rajidae (Raja asterias) Trygonidae (Trygon pastinaca) Myliobatidae (Myliobatis bovina)	Formen, die zum Benthos sicher gehören: die meisten liegen im Meeresbodensand eingegraben. Schlechte Schwimmer.	Squatinidae Rajidae Torpedinidae (Trygonidae?) (Myliobatidae?)

Merkmale der Atemwerkzeuge: Vorhandensein der Spritzlöcher, Fehlen des Branchiostegalapparates, mehrere voneinander getrennte Kiemenhöhlen.

Betracht, der gerade diesen Wasserstrom vom Maul nach den Kiemen bewirkt, und welcher also den bei ihnen nicht so sehr entwickelten Mechanismus des Branchiostegalapparates ersetzt. Dieser Umstand ist eben in den von diesen Fischen, in ihrem Wanderungsleben kaum je unterbrochenen Vorwärtsbewegungen zu erblicken. Eine notwendige Folge dieser Schwimmbewegungen, die bekanntlich immer nach vorn, d. h. nach der Richtung vom Schwanz zum Kopf stattfinden, ist eben die, daß beim Öffnungszustande des Maules immer neue Wassermengen vom Maul zu den Kiemen zuströmen.

Bei den seßhaften Formen, die also ihr ganzes Leben am Boden des Meeres fast unbeweglich verbringen, kommt naturgemäß dieser Umstand nicht mehr in Betracht, und es leuchtet ein, daß gerade hier der Branchiostegalmechanismus in seiner vollen Entfaltung eingreifen muß.

Eine nähere Betrachtung der Beziehungen zwischen dem Atemmechanismus und der Lebensweise der einzelnen Fischgruppen läßt weitere bemerkenswerte Eigentümlichkeiten erkennen, die immer neue Gründe zur Lehre der wunderbaren Zweckmäßigkeit von Vorrichtungen liefern können, die sonst bei einer oberflächlichen Betrachtung kaum zu erklären wären. Zum Beispiel ist auch die Art und Weise der Stromrichtung des Exspirationswassers — hauptsächlich durch die Lage der Branchiostegalklappe erzeugt — bei den zwei Hauptgruppen der Knochenfische (nektonische und benthonische Gruppe) ganz ihrer Lebensweise entsprechend. Wir sahen nämlich, daß die Branchiostegalklappe bei der ersten Gruppe etwa am mittleren hinteren Abschnitt des Kiemendeckels angebracht ist, derart, daß der Exspirationswasserstrom von vorn, d. h. vom Kopf nach dem Schwanz gerichtet ist. Dies bedeutet einfach, daß der Atemwasserstrom die eigenen Vorwärtsbewegungen dieser Tiere unterstützt oder unterstützen kann. Dagegen ist die in Rede stehende Klappe bei der Gruppe der Grundfische (vgl. Abbildungen 4—6) ausnahmslos am oberen hinteren Abschnitte des Kiemendeckels angebracht, derart, daß der Exspirationswasserstrom von unten nach oben, d. h. vom Bauch zum Rücken gerichtet ist. Dies bedeutet nichts anderes, als daß der dadurch entstehende Wasserstrom den Fischkörper von oben nach unten zu drücken sucht, d. h. zu seiner sitzenden Lage beiträgt oder beitragen kann.

Ähnliche Betrachtungen können auch für die Knorpelfische gemacht werden. Hier besitzen die seßhaften Formen den Mechanismus der Spritzlöcher ganz ausgesprochen, eben deshalb, weil diese

Öffnungen am Rücken des Kopfes angebracht immer aus dem Sande herausragen und somit den freien Zutritt des Atemwassers gewähren.

Wir können also aus den obigen Darlegungen im allgemeinen folgendes schließen:

1. Es gibt keinen wirklich einheitlichen, d. h. in allen Besonderheiten übereinstimmenden Atmungsmechanismus bei den verschiedenen Fischarten. Die Variationen (Atemtypen), die man im vergleichenden Studium der Fischatmung unterscheiden kann, können jedoch immer auf eine einheitliche Grundform zurückgeführt werden, eine Grundform, die eben die besonderen, allen Fischen gemeinsamen Anforderungen der **Wasser**atmung erfüllt, und ihren morphologischen Ausdruck in den einheitlich gebauten peripheren Atemwerkzeugen findet, und welcher allgemeine physiologische Merkmale in den Atemrhythmus entsprechen, die die Fischatmung von derjenigen der mit Lungen versehenen und luftatmenden Wirbeltiere scharf trennen. Man kann eine Atemgrundform für die Knorpelfische und eine gesonderte für die Knochenfische annehmen; es liegen jedoch genügende Gründe zur Annahme vor, vielmehr die zwei Atemgrundformen in einer einzigen zu vereinigen, indem sie viele gemeinsame physiologische Merkmale aufweisen, wie wir noch später sehen werden. Mithin kann man berechtigterweise diese allgemeine Atemform der Fische derjenigen der übrigen luftatmenden Wirbeltiere gegenüberstellen.
2. Die Variationen der Grundform des Atemmechanismus der Fische (d. h. die oben besprochenen verschiedenen Atemtypen) stellen ihrerseits ebensoviele zweckmäßige Modifikationen der Atemwerkzeuge dar, die den besonderen biologischen Bedingungen (Lebensweise) der verschiedenen Fische genau entsprechen, indem die einzelnen von Fall zu Fall wechselnden Vorrichtungen und Funktionen der verschiedenen Abschnitte des Gesamtapparates (wie z. B. die Lage der Branchiostegalklappe, die vom Branchiostegalapparate gespielte Rolle usw.), nur dann verständlich werden, wenn die speziellen Bedin-

gungen der Lebensweise der verschiedenen Fische (nektonische, d. h. wandernde Formen, oder benthonische, d. h. seßhafte Formen) in Betracht gezogen werden.

B. Allgemeiner Teil.

VI. Einige für die Lehre der nervösen Atemmechanik wichtige Reflexe.

Die Lehre der Natur der nervösen Atemmechanik bleibt noch eine offene Streitfrage, indem man in der Physiologie noch nicht darüber einig ist, ob die Atembewegungen in letzter Instanz reflektorisch, wie alle übrigen Bewegungen des Tierkörpers, vermittelt sind, oder aber die Sonderstellung einnehmen, automatisch vermittelt zu werden. Man glaubte zwar eine lange Zeit die Lehre der Reflexnatur experimentell widerlegt zu haben. Die angegebenen Versuche erwiesen sich aber einer strengen Kritik nicht stichhaltig und ich neige auf Grund neuerer Experimente mehr zur Annahme der reflektorischen, als der automatischen Natur der nervösen Atemmechanik.[1]) Mit dieser Annahme ist man u. a. nicht dazu gezwungen, diesen Bewegungen eine ganz besondere Eigenschaft gegenüber den übrigen Bewegungen des Organismus zusprechen zu müssen.

Schon oft und von vielen Seiten wurde die Hoffnung ausgesprochen, mehr Licht über diese verwickelte Frage des Zustandekommens des Atemrhythmus durch passende Untersuchungen an niederen Wirbeltieren, besonders aber an Fischen gewinnen zu können, bei denen die Verhältnisse anscheinend einfacher sind, als bei den luftatmenden Wirbeltieren. Demzufolge wurden schon an Fischen zu diesem Zwecke Untersuchungen angestellt, diejenigen

[1]) Vgl. S. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion, Wiesbaden 1907.



z. B. von Willem und Schönlein,[1]) von Bethe,[2]) von van Rynberk,[3]) von Ishihara[4]) u. a. Besonders die Ergebnisse der zwei ersten Forscher fanden weite Verbreitung und dienten zur Stütze der Lehre der reflektorischen Natur der Atembewegungen der Fische, einer Lehre, welche auch Bethe in seinem Buche annimmt, und durch weitere Versuche zu stützen sucht. Die aus diesen Untersuchungen gezogenen Schlüsse waren aber, wie wir gelegentlich sehen werden, aus mehreren Gründen nicht einwandfrei; gerade gegen diese Schlußfolgerungen richten sich in der Tat vielfach die experimentellen Untersuchungen der neuesten Forscher.

Demnach hielt ich es auch in vorliegenden Untersuchungen über den Atmungsmechanismus der Fische für angezeigt, die Lösung dieser Frage durch eigene Experimente zu suchen; ja sogar war eigentlich diese Frage der erste Ausgangspunkt der sämtlichen hier beschriebenen Untersuchungen. Am Anfange der Ausführung meines Versuchsplanes sah ich aber sofort ein, daß die bisherigen allgemein angenommenen Kenntnisse über den physikalischen Atemmechanismus der Fische nicht immer den natürlichen Verhältnissen entsprachen und so entstand der erste, oben besprochene Abschnitt meiner Untersuchungen. Dabei vergaß ich jedooh nie mein Lieblingsthema und, wenn ich nicht zur endgültigen Lösung der Frage nach der Natur der nervösen Atemimpulse gelangt bin, so konnte ich immerhin einige Atemreflexe feststellen, die, wie mir scheint, wertvolle experimentelle Beiträge zur Lehre der allgemeinen nervösen Atemmechanik darstellen.

Im folgenden will ich nun diese Reflexakte erst besprechen, um dann ihren Wert für die Theorie in Zusammenhang mit früheren Versuchsergebnissen kurz zu beleuchten.

---

[1]) Vgl. K. Schönlein, Beobachtungen über den Kreislauf und Respiration bei einigen Fischen. Zeitschr. f. Biol., Bd. 32, 1895, S. 511 ff.

[2]) Vgl. A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

[3]) Vgl. G. van Rynberk, Ricerche sulla respirazione dei pesci. Rend. R. Acc. dei Lincei, Sedute 5, 19 Nov. und 17. Dic. 1905.

[4]) Vgl. Ishihara, Bemerkungen über die Atmung der Fische, Zentralbl. f. Physiol., Bd. 20, Nr. 5, 1906. — Ferner Westerlund, Studien über die Atembewegungen der Karausche mit besonderer Rücksicht auf den verschiedenen Gasgehalt des Atemwassers. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 18, 1906, S. 263.

Die durch bestimmte peripherische Reize auftretenden, und von der Tätigkeit der Zentren vermittelten Veränderungen in dem normalen Ablauf des Atemrhythmus eines Tieres (nämlich was man Atemreflexe im allgemeinen nennt) können entweder in Veränderungen der zeitlichen Reihenfolge der einzelnen Atembewegungen bestehen (Verlangsamung bis Atemstillstand, d. h. reflektorische Hemmung bzw. Vermehrung und Verstärkung des Atemrhythmus, d. h. reflektorische Frequenz- oder Intensitätsdyspnoe) oder aber im Auftreten abnormer Bewegungen oder Bewegungskomplexe des Atemapparates. Zur letzteren Reihe der Atemreflexe gehören z. B. diejenigen koordinierten Bewegungen des Atemapparates der Warmblüter (Menschen), die mit den Namen Husten, Niesen, usw. bekannt sind. Wir werden unten sehen, daß ähnliche Atemreflexe auch bei Fischen vorkommen. Zuerst wollen wir aber die Atemreflexe besprechen, die zur ersten Reihe gehören.

a) Reflektorische Hemmung der Atembewegungen.

Reflektorische Hemmung des Atemrhythmus bei den Fischen kann durch ganz verschiedenartige periphere Reize erzielt werden. Es ist nicht meine Absicht hier diese verschiedenen Reize im einzelnen aufzuzählen, es genügt, einige davon besonders zu erwähnen, die für die Lehre der zentralen Atemtätigkeit von Bedeutung erscheinen.

Daß adäquate Reize von Sinnesorganen (Auge) reflektorischen Atemstillstand eventuell hervorrufen können, zeigt uns die oben an Muraena helena gemachte Erfahrung,. Dieses Tier hörte sofort auf zu atmen, wenn jemand der Glaswand seines Bassins sich näherte (vgl. oben S. 214). Es war selbstredend — wie immer in solchen Fällen — kein dauernder Atemstillstand, denn nach einer Zeit von Atemruhe fing der Atemrhythmus, mehr oder minder verändert, wieder an von statten zu gehen.

Mechanische Reizung einiger bestimmten Partien des peripheren Atemapparates, z. B. der äußeren Fläche der M. Branchiostega kann ebenfalls reflektorischen Atemstillstand hervorrufen, wie dies unsere Atemkurve von Scorpaena scrofa II (vgl. Taf. 6, Fig. 10a) schön demonstriert.

Eine ganz besondere Beachtung verdient indessen die reflektorische Hemmung der Atmung, die bei allen untersuchten Fischen folgendermaßen zu erzielen war. Wird irgendwie der Versuchsfisch

aus seinem natürlichen Milieu (Seewasser) entfernt, indem man denselben z. B. aus dem Bassin herausholt und in die Luft bringt, oder noch besser das Wasser — bei gefesseltem Fisch — aus dem Bassin langsam herausfließen läßt, derart, daß die Atemhöhlen anstatt mit Wasser, mit Luft sich füllen, so ist sofort Atemstillstand zu beobachten. Diese reflektorische Hemmung des Atemrhythmus ist aber keine dauernde: sie wird mehr oder weniger bald und oft, je nach den verschiedenen Fischarten, von besonderen abnormen Bewegungen des gesamten Atemapparates unterbrochen. Ja sogar bei einigen Fischen ist die erste und jedenfalls die auffälligste Erscheinung, die nach Wasserentziehung auftritt, gerade diese abnormen Atembewegungen, die, wie wir bald sehen werden, von der Berührung der Luft mit den Schleimhäuten der Maul- und Kiemenhöhlen reflektorisch ausgelöst werden. Unten werden wir diese abnormen Atembewegungen genau und eingehend besprechen; hier soll von der erwähnten reflektorischen Hemmung der Atmung nach Wasserentziehung weitere Rede sein.

Es sei zunächst in dieser Hinsicht bemerkt, daß der in Rede stehende Atemstillstand schon vor mir beobachtet und beschrieben wurde, ebenso wurde derselbe in die Erörterung der Natur der Tätigkeit der Atemzentren besonders in den neuesten Zeiten herangezogen. Wie mir scheint, wurde diese Beobachtung 1873 von Gréhant und Picard [1]) zum erstenmale genau beschrieben. Auf Grund dieser Beobachtung stellten sie, wie später auch Bethe,[2]) der aber noch andere Versuchsergebnisse ins Feld führte, die Lehre der reflektorischen Natur des Atemrhythmus der Fische auf, in dem Sinne, daß das Wasser den notwendigen peripheren Reiz zur Auslösung der Atembewegungen darstellen würde. Man muß aber sofort bemerken, daß diese Schlußfolgerung gar nicht durch den erwähnten Atemstillstand nach Entfernung des Wassers berechtigt ist, da, wie wir sehen werden, dieser Atemstillstand gar kein absoluter und langdauernder Stillstand ist. Derselbe ist wohl nur als reflektorische Hemmung derselben Art wie die oben angedeuteten reflektorischen Hemmungen nach anderweitigen peripheren Reizen aufzufassen.

In meinen eigenen Untersuchungen beobachtete ich nun folgendes:

---

[1]) Gréhant et Picard, De l'asphyxie et de la cause des mouvements respiratoires chez les poissons. C. R. de l'Acad. d. Sc. 1873.

[2]) Bethe, a. a. O.

a) Wird z. B. ein Hippocampus, oder Balistes, oder Conger, oder Scyllium catulus usw. aus dem Wasser geholt, so beobachtet man plötzliche Sistierung der Atembewegungen, sobald Luft in die Atemhöhlen eintritt. Wie gesagt, kann jedoch der beschriebene Atemstillstand durch abnorme Bewegungen früher oder später unterbrochen werden, die von dem Luftreiz erzeugt werden, wie unten zu beschreiben ist. Diese abnormen Atembewegungen treten besonders auffallend bei Serranus, bei Scorpaena, bei Labrus usw. auf. Derselbe Atemstillstand ist zu beobachten, wenn man auf anderem Wege das Wasser entzieht, wie es deutlich aus den Atemkurven von Conger vulgaris (Taf. 8, Fig. 13 b) und Balistes capriscus (Taf. 9, Fig. 14 c) zu entnehmen ist.

Diese reflektorische Hemmung der Atembewegungen (Atemstillstand) erfolgt für gewöhnlich in mittlerer Inspirationsstellung, d. h. bei halbgeöffnetem Maul und halberweiterten Atemhöhlen.

Zusammen mit dem Atemstillstand tritt immer Herzstillstand ein (Vaguswirkung?), wie man leicht durch direkte Beobachtung der äußeren Herzgegend bei geeigneten Versuchsobjekten konstatieren kann. Jorgen Thesen[1]) hatte schon in dieser Hinsicht bei Knochenfischen die genaue Übereinstimmung der Herz- und Atembewegungen beobachtet; bei Dyspnoe trat sie aber nicht mehr auf, das Herz ging in seinem Rhythmus für sich weiter. Bei Knorpelfischen hatten schon bekanntlich Willem und Schönlein[2]) dieselbe Tatsache bewiesen. Ich konnte meinerseits bei allen danach untersuchten Fischen diese Eigentümlichkeit der genauen Übereinstimmung der Herz- und Atembewegungen bestätigen; ganz besonders deutlich konnte ich es unter normalen Verhältnissen bei einer durchscheinenden jugendlichen Form von Arnoglossus unter einer stereoskopischen Lupe wahrnehmen.

Der durch die in Rede stehende reflektorische Hemmung der Atembewegungen erzeugte Herzstillstand dauert aber nicht lange Zeit, denn das Herz beginnt bald seinen Rhythmus wieder, der ungestört weiter von statten geht, jetzt unabhängig von den Atembewegungen; was mit den durch die künstliche elektrische Reizung des Herzvagus bei den üblichen Versuchstieren gewonnenen Ergebnissen in vollem Einklang steht.

---

[1]) Jorgen Thesen, Étude sur la biologie du coeur des poissons osseux. Archives de Zool. expèr. et Génér. 13 Serie, IV, 1896, pag. 101.

[2]) a. a. O.



b) Der durch Wasserentziehung reflektorisch erzeugte Atemstillstand ist aber, abgesehen von den erwähnten und noch genau zu besprechenden abnormen Bewegungen, kein dauernder. Denn früher oder später, je nach den Bedingungen desselben Tieres, vor allem aber je nach den verschiedenen Fischarten, kommen Atembewegungen wieder zum Vorschein bei fortdauernder Wasserentziehung, d. h. in Gegenwart von Luft.

1. Diese Atembewegungen, die also auf den Atemstillstand früher oder später ausnahmslos und bei allen Fischen folgen, lassen alle die Merkmale erkennen, die wir bei normalen Atembewegungen im Wasser beschrieben haben. So erfolgt bei den üblichen Knochenfischen die Exspirationsphase (Verengerung) des Maules und des Operkular-Branchiostegalapparates rascher als die darauffolgende Inspirationsphase (Erweiterung) derselben Partien. Gewöhnlich tritt hierauf eine Pause ein, die doch länger ist, als unter normalen Zuständen.

2. Infolgedessen bemerkt man eine deutliche Verlangsamung des Atemrhythmus im Vergleich mit demjenigen im Wasser. Die Knochenfische der III. Atemgruppe, bei denen also der ganze Rhythmus wesentlich von der Branchiostega ausgeführt wird, zeigen außer dem Wasser ebenfalls dieselben ausgiebigen Atembewegungen dieses Abschnittes, wie unter normalen Verhältnissen, gleichwohl mit Verlangsamung der Reihenfolge der einzelnen Atemphasen.

3. Eine wesentliche Änderung, die die Atembewegungen im Wasser von denjenigen in Luft unterscheidet, beobachtet man jedoch im Verhalten der passiv bewegten Klappen, d. h. Maulklappen (Mandibular- und Maxillarklappen), welche, wie gesagt, bei der Exspirationsphase die Maulöffnung zuschließen, und der Branchiostegalklappen, welche bei der Inspiration die äußeren Kiemenhöhlenöffnungen zuschließen, und durch den Exspirationswasserstrom geöffnet werden. Da sie, wie oft gesagt, passiv durch die Strömungen des Atemwassers in Tätigkeit gesetzt werden, so ist es begreiflich, daß ihr Spiel in der Luft nicht mehr weiter gehen kann. Tatsächlich beobachtet man bei den Luftatembewegungen, daß die Maulklappen überhaupt nicht mehr funktionieren, während die Branchiostegalklappen nur in äußerst seltenen Fällen, wie z. B. bei Conger, manchmal durch die Luftströmung geöffnet werden. Ja sogar kann man diese Beobachtungen methodisch verwenden, wie ich es oft getan habe, um genau die aktiv durch Muskeln be-

wegten Partien von den passiv durch die Wasserströmungen bewegten zu unterscheiden.

4. Ein anderes Kennzeichen, das diese Luftatembewegungen von den normalen Wasseratembewegungen der Fische ebenfalls trennt, besteht darin, daß die Luftatembewegungen mehr oder minder oft und auffallend, je nach den besonderen Bedingungen derselben Tierart, hauptsächlich aber je nach den verschiedenen Tierarten, von den unten genau zu besprechenden abnormen Bewegungen des ganzen Atemapparates (Ausspeireflexe) unterbrochen werden.

5. Die Zeit, welche zwischen dem reflektorischen Atemstillstand nach Wasserentziehung und dem darauffolgenden Wiederauftreten der erwähnten Luftatembewegungen verstreicht, hängt hauptsächlich, wie gesagt, von der Verschiedenheit der untersuchten Fischarten ab. Ziemlich kurz (etwa einige Minuten im Sommer) ist sie bei den Knochenfischen der ersten drei Atemtypen, Conger und Balistes; bedeutend länger ist sie bei den Knorpelfischen und den Syngnathidae; bei den letzteren habe ich den anhaltendsten (mehrere Minuten) Atemstillstand nach Wasserentziehung beobachten können.

6. Hervorzuheben ist endlich noch, daß die beschriebenen Luftatembewegungen keinen genügenden respiratorischen Gaswechsel bewirken, so daß bei fortdauernder Wasserentfernung der Fisch trotz der Luftatembewegungen früher oder später an Erstickung zugrunde geht, wie wir im letzten Abschnitt dieser Abhandlung sehen werden. Der Grund hiervon liegt, wie schon FLOURENS[1]) erwiesen hat, darin, daß die unter normalen Verhältnissen vom Wasserstrom passiv entfalteten Kiemenblätter in der Luft zusammenfallen, derart, daß eine verhältnismäßig ganz geringe atmende Oberfläche für den Luftstrom übrig bleibt; natürlich abgesehen von den schädlichen doch leicht zu beseitigenden Folgen der Austrocknung.

c) Es treten die normalen Atembewegungen wieder auf, d. h. es verschwindet der Atemstillstand oder es wird der Atemrhythmus bezüglich seiner Frequenz wieder normal, sobald man dem Fische Gelegenheit gibt, seine Atemhöhle wieder mit Wasser zu füllen.

1. Hält man z. B. mit der Hand einen Hippocampus oder einen Balistes außerhalb des Wassers, so treten die z. T. eben beschriebenen Veränderungen der Atembewegungen ein: es ge-

[1]) FLOURENS, Expériences sur le mécanisme de la respiration des Poissons. Ann. des Sc. nat. Tom. 20, 1830.

nügt nun, die Schnauze des Tieres ins Wasser zu tauchen, damit der normale Atemrhythmus wieder zum Vorschein kommt. Unter diesen Verhältnissen, d. h. indem man den ganzen Fischkörper, einschließlich des Operkular- und Branchiostegalapparates außer dem Wasser hält und nur den ersten Abschnitt des Maules ins Wasser taucht, beobachtet man, daß die normale, rhythmisch ablaufende Atemtätigkeit, wie ein Pumpenwerk, einen rhythmisch unterbrochenen Wasserstrom vom Maule zu dem äußeren Kiemenhöhlenausgang (Branchiostegalklappe) befördert, so daß man deutlich (bei Hippocampus oder Balistes, bei denen die äußeren Kiemenhöhlenausgänge auf kleine Öffnungen reduziert sind) bei jeder Exspiration je einen Wasserstrahl aus jedem Kiemenhöhlenausgange wahrnimmt. Wird nun das Maul wieder aus dem Wasser herausgebracht, so tritt sofort Hemmung der Atembewegungen auf. Die Raschheit, mit der die Folgen der Wasserentziehung in dem Atemrhythmus mit einem Schlage zu beobachten sind, ist der beste Beweis, daß der auftretende Atemstillstand reflektorisch durch das Zentralnervensystem vermittelt wird; es handelt sich hierbei offenbar um eine reflektorische Hemmung. Wir kennen keine Veränderungen in den äußeren Lebensbedingungen, die sonst so prompt ähnliche tiefgehende Veränderungen in der Atemmechanik herbeiführen könnten. Später werden wir die Frage nach dem peripherischen adäquaten Reiz erörtern, der diese Hemmung hervorruft; es leuchtet aber ein, daß zwei Möglichkeiten hier in Betracht kommen, die Wasserentfernung oder die Lufteinwirkung.

Ehe wir weiter in unserer Analyse vorgehen, müssen wir noch einen Umstand bezüglich des Wiederauftretens des normalen Atemrhythmus durch Eintauchen der Schnauze ins Wasser erwähnen. Damit der Atemrhythmus wieder beginnt, genügt es nicht, daß das Wasser in Berührung mit der äußeren Haut der Schnauze kommt, wie einige Verfasser anzunehmen neigten. Ich habe sehr oft beobachten können, daß, trotzdem der Fisch sein Maul im Wasser hatte, erst dann seine normale Atemtätigkeit wieder anfing, als er die im Innern der Mund- und Kiemenhöhle befindliche Luft ausgestoßen hatte, was manchmal einen merklichen Zeitintervall dauern konnte. Künstlich kann man diese Zeit verkürzen, wenn man durch Auspressen die Luft aus den Mund- und Kiemenhöhlen treibt. Man kann also daraus schließen, daß der normale Atemrhythmus wieder einsetzt, wenn das Wasser mit der Schleimhaut der Atemhöhlen wieder in Berührung kommt. Dieser Schluß wird noch begreiflicher werden, nachdem wir die abnormen Atembewegungen (Ausspeireflexe)

beschrieben haben, die unter der Lufteinwirkung auf die Atemhöhlen zustande kommen.

2. Es galt nun experimentell festzustellen, mit welcher sonstigen Eigenschaft des Seewassers seine Eigentümlichkeit, als adäquate Bedingung für das Wiederauftreten des Fischatemrhythmus, verknüpft war. In dieser Hinsicht war zunächst zu sehen, ob es unbedingt notwendig war, Seewasser dafür zu verwenden. Ich versuchte zuerst Süßwasser und destilliertes Wasser. Dabei sah ich, daß sich die Knochenfische ganz anders verhalten, wie die Knorpelfische; denn für erstere kann das Seewasser durch Süß- und destilliertes Wasser und, wie wir sehen werden, noch durch andere Flüssigkeiten, ohne daß Störungen in dem Atemrhythmus eintreten, ersetzt werden, während dies nicht für die Knorpelfische gilt.

In der Tat sah ich bei Hippocampus, Solea, Serranus, Blennius, Conger, Corvina usw. den normalen Atemrhythmus wieder auftreten und ungestört weiter gehen, wenn ich ihre Schnauze anstatt in Seewasser, in Süß- oder destilliertes Wasser tauchte. Bei Scyllium catulus, canicula, Mustelus sah ich dagegen unter denselben Bedingungen, daß, wenngleich der Atemrhythmus zunächst wieder auftrat, bald Ausspeien der Flüssigkeit, Atemstillstand und allgemeine Abwehrbewegungen im ganzen Tierkörper eintraten, was übrigens bei Knorpelfischen für Süßwasser vor mir Willem und Schönlein in ihren Untersuchungen feststellten. Daraus wäre zu schließen, daß, während die Knorpelfische das Süßwasser schmecken und als schädlichen Reiz empfinden, die Knochenfische diese Eigenschaft entbehren. Durch dieses verschiedene Verhalten könnte die wohl bekannte Tatsache einigermaßen erklärt werden, daß die Süßwasserfische fast sämtlich zu den Teleostiern gehören, und daß Knochenfische des Meeres oft in Süßwasser wandern (z. B. Aal), während Knorpelfische nur ausnahmsweise im Süßwasser vorkommen.

Dieses verschiedene Verhalten der zwei Fischklassen könnte andererseits noch insofern Interesse bieten, als tatsächlich die chemische Zusammensetzung und der physikalisch-chemische Zustand (molek. Konzentration) der inneren Flüssigkeiten der Selachier denjenigen des Seewassers viel näher steht, als es bei den Knochenfischen der Fall ist; darüber müßte man aber weitere und eingehendere Untersuchungen anstellen, was ich bisher nicht getan habe.

Im übrigen sei bezüglich der Knochenfische des Meeres be-

merkt, daß damit gar nicht im allgemeinen behauptet wird, daß für sie das Seewasser durch Süßwasser ohne weiteres ersetzt werden kann. Im Gegenteil weiß man schon, daß die Mehrzahl der Seefische, ins Süßwasser gebracht, nach einiger Zeit zugrunde gehen; vielleicht könnte man sie durch allmähliche Verdünnung des Seewassers daran gewöhnen. Ich beobachtete nur bei meinen stets kurzdauernden Versuchen, daß sie in ihren Atembewegungen auf Süßwasser nicht reagierten, oder, genauer ausgedrückt, nicht so auffällig reagierten, wie die Knorpelfische. Daß auch Knochenfische des Meeres auf Süßwasser mit anderweitigen Erregungserscheinungen reagierten, sah ich jedoch deutlich bei Muraena helena. Ein Exemplar dieser Tiere wurde in Süßwasser gebracht und einige Minuten mit seinem ganzen Körper darin gehalten. Seine Atembewegungen fuhren dabei normalerweise fort, aus der gesamten Oberfläche seiner Haut wurde aber Schleim reichlich abgesondert, der nach einiger Zeit wie ein Schleier das ganze Tier umhüllte. Die Schleimabsonderung, wie eingangs erwähnt, stellt bei den Fischen eine weit verbreitete Erregungserscheinung auf starke Reize hin dar.

Auf unser eigenes Thema des Atemmechanismus der Fische zurückkommend, sei noch hervorgehoben, daß auch andere Flüssigkeiten den durch Wasserentfernung herbeigeführten Atemstillstand der Knochenfische zu beseitigen vermögen. So sah ich Hippocampus seine Atembewegungen wieder zeigen, indem ich seine Schnauze in Kuhmilch oder in verdünntes defibriniertes Ochsenblut eintauchte. Es war sonderbar zu sehen, wie mit der Frequenz und Intensität des normalen Rhythmus (40—48 Atemzyklen pro Minute im Winter) aus den Kiemenhöhlenausgängen zwei Milch- resp. Blutstrahlen rhythmisch herausbefördert wurden.

Reines Olivenöl zeigte sich hingegen in dieser Hinsicht völlig unwirksam. Der nach Wasserentfernung entstandene Atemstillstand dauerte unwiderruflich fort, wenn ich die Schnauze des Hippocampus oder seinen ganzen Tierkörper in diese Flüssigkeit eintauchte.

Daraus wäre zu schließen, daß Wasser oder Wasserlösungen den spezifischen adäquaten peripheren Reiz für das Wiederauftreten der Atembewegungen, nach deren Sistierung durch Wasserentziehung, darstellen; andersartige Flüssigkeiten, wie Olivenöl, vermögen das Wasser in dieser Hinsicht nicht zu ersetzen. Alkohol und Äther versuchte ich nicht, weil sie, wie begreiflich, zu stark angreifende Stoffe sind.

Dieselben Versuche mit gleichen Ergebnissen stellte ich an Gobius paganellus, Balistes capriscus und Syngnathus acus an.

b) Reflektorische Abwehrbewegungen des Atemapparates auf schädigende peripherische Reize hin (Ausspeireflexe).

Bei der Einteilung der Atemreflexe, d. h. der vom Atmungsapparate der Fische nach bestimmten peripherischen Reizen ausgeführten reflektorischen Bewegungen, folge ich im wesentlichen dem Schema, das ich neulich, mich auf die experimentellen Versuchsergebnisse am Froschrückenmark stützend, gegeben habe,[1]) da es mir auch hier wohl brauchbar erscheint. Dort versuchte ich nachzuweisen, daß für das Zustandekommen des einen oder des anderen reflektorischen Bewegungskomplexes hauptsächlich das Wesen der peripherischen Reize ausschlaggebend ist. Demzufolge schrieb ich, daß im allgemeinen in dieser Beziehung zwei Reihen reflektorischer Mechanismen scharf voneinander getrennt werden können; die eine wird von Reflexen zusammengesetzt, die durch schädigende oder belästigende peripherische Reize hervorgerufen werden; in die zweite Reihe kommen dann diejenigen Reflexe, die von Reizen bedingt werden, welche man als nützlich oder begünstigend bezeichnen kann. In der ersten Reihe (thermische, chemische, elektrische, mechanische, stechende, kneifende, schneidende Reize) steht der Umfang und das Wesen der Reflexbewegungen in Zusammenhang mit der Intensität und der Dauer der angebrachten Reize, und zwar: α) wenn die Reize schwach oder kurzdauernd sind, so erstrebt der Reflex den vom schädlichen Reiz betroffenen Hautort von ihm zu entfernen, β) wenn die Reize stark oder langdauernd sind, dann folgen den verhältnismäßig einfachen vorangehenden Reflexbewegungen kompliziertere und umfangreichere Reflexvorgänge, die direkt dahin streben, die schädliche Reizursache aktiv vom Körper zu entfernen.

Während die bisher besprochenen Reflexvorgänge z. T. zur zweiten Reihe gehören, kommen im folgenden nur reflektorische Bewegungen des Atemapparates der Fische in Betracht, die gerade zu der erwähnten ersten Reihe gehören. Wir werden sehen, daß auch hier das angeführte Schema gelten kann, ja wir werden sogar in den zu besprechenden Ausspeireflexen der Fische eine schöne

[1]) S. BAGLIONI, Zur Analyse der Reflexfunktion, Wiesbaden, 1907. S. 22 ff.

Illustration desselben kennen lernen. Nur die erste Stufe α) der reflektorischen Reaktion, d. h. Bewegungen, die dazu koordiniert sind, den vom Reize betroffenen Hautort zu entfernen, fällt hier weg und es tritt ausnahmslos die zweite Stufe β) auf, d. h. Bewegungen, die direkt dahin streben, die Reizursache vom Körper aktiv zu entfernen. Das Fehlen der ersten Stufe bildet aber nur eine scheinbare Ausnahme, die lediglich durch die hier vorliegenden Verhältnisse bedingt wird; denn die erste Stufe wäre hier praktisch undurchführbar. Man denke sich nämlich die Aufgabe, sich dem schädlichen Reiz eines in das Innere der Atemhöhle eingedrungenen Fremdkörpers dadurch zu entziehen, indem man die gereizte Schleimhaut von demselben entfernt. Daß hier bloß die zweite Stufe der reflektorischen Reaktion in Wirklichkeit möglich ist, liegt auf der Hand, so daß in diesem Falle die Einteilung der α)- und der β)-Reflexe in bezug auf die Intensität und Dauer des Reizes wegfällt.

Diese allgemeinen Betrachtungen vorausgesetzt, kommen wir auf die nähere Beschreibung der reflektorischen Abwehrbewegungen, die auf schädliche peripherische Reize hin im Atemapparat der Fische zu beobachten sind. Von den hier in Betracht kommenden schädlichen Reizen sei zunächst der mechanische Reiz betrachtet, der von einem festen Fremdkörper hergestellt wird, der in die Atemhöhlen eindringt und in Berührung mit den Schleimhäuten kommt. Es entsteht ein Bewegungskomplex, der ganz ähnlich, wie der beim Menschen wohlbekannte Bewegungskomplex des Hustens oder des Niesens, zur Entfernung der Fremdkörper koordiniert ist. Wir haben vor uns eine leicht unterscheidbare Modifikation eines Atmungscyklus, die ich, mich auf die äußere Ähnlichkeit derselben mit dem Ausspeiensbewegungskomplexe des Menschen oder der übrigen Warmblüter beziehend, „Ausspeireflex“ genannt habe. Er besteht im folgenden. Wird z. B. ein dünner Baumwollfaden vor die Maulöffnung eines im Wasser frei atmenden Knochenfisches gehalten, so tritt sein schwimmendes Ende mit dem Inspirationswasserstrom in die Mundhöhle ein. Bald darauf beobachtet man aber, daß dasselbe durch eine besonders heftige Bewegung des ganzen Atemapparates aus der Maulöffnung wieder ausgestoßen wird. Analysiert man nun genau den dabei auftretenden reflektorischen Bewegungskomplex, so gelangt man leicht zur Erkennung folgender Komponenten, die zeitlich aufeinanderfolgen.

Betrachten wir zunächst den Fall der Knochenfische:

1. Atemstillstand, der offenbar durch reflektorische Hem-

mung erzeugt wird (vgl. die Kurven von Scorpaena und von Trigla, Taf. 5 u. 6). Diese erste Phase (Atemstillstand) kann jedoch oft fehlen, besonders wenn die Tiere dyspnoisch atmen, was fast immer beim Experimentieren zutrifft.

2. Aktive maximale Erweiterung der Atemhöhlen (forcierte Inspirationsstellung).

3. Plötzliche maximale Verengerung des Kiemendeckel- und Branchiostegalapparates bei stark geöffnetem Maul; gewöhnlich beobachtet man gleichzeitig eine maximale aktive Erweiterung des Maules (vgl. Taf. 5 u. 6).

Daraus ist leicht zu schließen, daß es sich um keinen wahren Atemcyklus handelt, sondern um eine durchgreifende Modifikation desselben, die in Wirklichkeit einen besonderen komplizierten Reflex darstellt. Es ist ferner klar, daß die beschriebenen Reflexbewegungen dahin streben, den Fremdkörper aus dem Innern der Atemhöhle durch die Maulöffnung auszujagen; was tatsächlich fast immer gelingt, wie man in dem raschen Zurückweichen des ins Maul eingedrungenen Fadenendes erkennen kann.

Dieser reflektorische Bewegungskomplex des Atemapparates der Knochenfische stellt übrigens kein seltenes oder ganz abnormes Vorkommnis im normalen Leben der Tiere dar. Beobachtet man für eine ziemlich lange Zeit die Atembewegungen eines normalen Fisches, der in einem kleinen Aquarium sich frei befindet, so ist es nicht selten, daß man einen solchen „Ausspeireflex“ spontan auftretend wahrnimmt. Bei genauer Betrachtung stellt man bei diesen Fällen fest, daß der den Reflex auslösende Fremdkörper von einem Schleimflocken oder einem Sandkorn dargestellt ist, welcher bei der Inspiration mit dem Atemwasser durch das Maul in die Atemhöhle gelangte, um aber sofort mittels des „Ausspeireflexes“ durch die Maulöffnung zurück weggeschafft zu werden.

Daß dieser reflektorische Bewegungskomplex den modifizierten Atembewegungen des Hustens oder des Niesens der Warmblüter sehr ähnlich ist, liegt nun auf der Hand.

Die angegebenen Kurven, die diesen „Ausspeireflex“ bei verschiedenen Fischen illustrieren, bedürfen ihrerseits keiner weiteren Erläuterung, so klar und deutlich sie sind.

Dagegen verdient folgende Erfahrung ausdrücklich hervorgehoben und betont zu werden, wegen ihrer theoretischen Bedeutung für die Lehre der nervösen Atemmechanik der Fische und überhaupt der allgemeinen Eigenschaften der Tierreflexe. Von den Fremdkörpern, die imstande sind, sobald sie in das Innere der Atem-

höhlen eindringen, den beschriebenen „Ausspeireflex" auszulösen, haben wir bis jetzt nur feste Gegenstände (Faden, Schleimflocken usw.) kennen gelernt. Es zeigte sich nun, daß zu der Reihe dieser Fremdkörper (d. h. mechanische Reize) auch die Luft gehört.

Läßt man z. B. mittels einer Glaspipette in die Mundhöhle eines normal atmenden Fisches (Labrus, Serranus, Scorpaena usw.) eine Luftblase hineingelangen, so ist es gar nicht selten zu beobachten, daß der Fisch mit einem echten „Ausspeireflex" reagiert, durch welchen die Luftblase durch die Maulöffnung ausgestoßen wird. Von vornherein erscheint dies ja überhaupt nicht befremdend, wenn man in Betracht zieht, daß für den wasseratmenden Knochenfisch die Luft wohl einen Fremdkörper repräsentiert. Ferner ist es klar, daß, wenn irgend eine Stelle der Schleimhaut der Atemhöhle anstatt mit Wasser, wie gewöhnlich, mit einer Luftblase in Berührung kommt, dies sofort einen echten „Ausspeireflex" auslöst, der, wie gesagt, das Wegschaffen des schädlichen mechanischen Reizes bezweckt. Die Empfindlichkeit der Atemschleimhäute bei Fischen ist überaus groß für solche mechanische Reize.

Ganz besonders stark und auffallend treten nun solche Ausspeireflexe auf, durch den Reiz der Luft ausgelöst, wenn die Fische aus ihrem normalen Medium, dem Wasser, in die Luft gebracht werden.

Als wir oben das Verhalten der in die Luft gebrachten Fische besprochen haben, haben wir schon auf diese abnormen Atembewegungen, ohne sie jedoch eingehend zu beschreiben, hingewiesen.

Wird nun ein Serranus oder Labrus oder Scorpaena oder Balistes usw. aus ihrem Aquarium plötzlich in die Luft gebracht, so ist ausnahmslos folgendes an ihnen zu beobachten. Sobald die Luft in die Maulhöhle eintritt, wird, wie oben gesagt, für gewöhnlich eine reflektorische Hemmung der Atmung wahrgenommen, die aber bei den genannten Fischarten überaus kurzdauernd ist, und welche einem heftigen Ausspeireflex Platz macht. Auf eine stärkste Erweiterung der Atemhöhlen folgt eine plötzliche und rasche aktive Verengerung derselben, bei gleichzeitiger Öffnung des Maules, was mit einem eigentümlichen Geräusch (Schnappen) einhergeht. Aus der Maulöffnung wird dadurch die in den Atemhöhlen zurückgebliebene Wassermenge heftig hinausgetrieben, die wie ein Wasserstrahl aus dem Maul momentan herausfließt.

Auf den ersten Ausspeireflex folgt für gewöhnlich nach einiger Zeit ein zweiter, ein dritter usw. Dadurch wird natürlich das ganze

in dem Innern der Atemhöhlen zurückgebliebene Wasser bald durch das Maul hinausgetrieben. Da aber die Luft, welche der auslösende Reiz der Ausspeireflexe darstellt, durch diese Ausstoßbewegungen, wie begreiflich, gar nicht aus den Atemhöhlen entfernt werden kann, so treten solche Ausspeireflexe in der darauffolgenden Zeit immer wieder ein, so lange das Tier in der Luft bleibt und weiter zu leben vermag. In der Tat sind solche abnorme Atembewegungen immer zu beobachten, auch wenn die Luftatmung begonnen hat und im Gang ist. Ich habe schon oben erwähnt, daß dabei die echten verlangsamten Atembewegungen immer durch solche durch die Luft ausgelöste Ausspeireflexe unterbrochen werden.

Das Studium dieses typischen Ausspeireflexes der Fische ist für die allgemeine Lehre der tierischen Reflexe sehr wichtig. Wir haben hier nämlich ein schönes Beispiel der Tatsache, daß ein unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen des Tieres recht zweckmäßiger Reflexmechanismus, ganz unzweckmäßig, ja sogar, von einem teleologischen Standpunkt aus betrachtet, schädlich wird, wenn das Tier unter abnorme Bedingungen gebracht wird,[1] wie dies der Fall ist, wenn der den Reflex auslösende Fremdkörper von der Luft dargestellt wird. In diesem Fall liegt es denn auf der Hand, daß, abgesehen davon, daß die reflektorischen Bewegungen gar nicht zum Ziele führen, sie einen unnützen Kraftaufwand erzeugen, wodurch leicht, wie wir noch Gelegenheit haben werden zu sehen, Ermüdung und Erschöpfung des Zentralnervensystems des Fisches herbeigeführt werden. Die Unzweckmäßigkeit wird eben dadurch erklärt, daß die Fische unter ihren normalen Bedingungen nie aus dem Wasser kommen.

Die graphische Darstellung einer Reihe solcher durch Luft ausgelösten immer heftiger werdenden Ausspeireflexe haben wir im letzten Abschnitt der Atemkurven von Balistes (Taf. 9, Fig. 14c). Die drei Komponenten des typischen Ausspeireflexes sind hier ganz klar vorhanden. Erstens eine ziemlich lange Pause in Exspirationsstellung, dann auf einmal eine ausgiebige und rasch verlaufende Erweiterung der Atemhöhlen (Inspiration), auf welche plötzlich eine noch kräftigere und raschere Verengerung (Exspiration) bei gleichzeitiger Öffnung des Maules folgt. Die Kurven beweisen ferner, daß diese durch Luft erzeugten Ausspeireflexe wesentlich denjenigen gleich sind, die man durch eine sonstige mechanische Reizung des

---

[1]) Vgl. S. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion, S. 32.

Innern der Atemhöhlen (z. B. durch einen Faden) auslösen kann (vgl. Fig. 14b der Kurventafel 9).

Solche durch das Eindringen von Luftblasen in das Innere der Atemhöhlen der Knochenfische ausgelöste Ausspeireflexe beobachtet man ferner nicht selten unter sozusagen normalen Zuständen in den gewöhnlichen Aquarien bei freischwimmenden Fischen (besonders pelagischen Formen) spontan auftretend, wenn sie, wie dies oft der Fall ist, bei dyspnoischer oder sonstiger allgemeiner Erregung der Tiere, bei ihrem Schwimmen zufällig an die Wasseroberfläche gelangen. In diesen Fällen kommt die Schnauze aus dem Wasser heraus, was zur Folge hat, daß Luft an Stelle des Atemwassers z. T. in die Mundhöhle eindringt. Die prompte und maschinelle Reaktion ist eben ein typischer Ausspeireflex und man kann leicht durch geeignete direkte Beobachtung feststellen, daß dabei eine Wassermenge aus der Maulöffnung wie ein Strahl ausgestoßen wird, während das eigentümliche Geräusch der rasch und heftig zugedrückten Kiemendeckel und Branchiostegalapparate wahrgenommen wird.

Nun waren schon längst diese eigentümlichen Bewegungen des Atemapparates der Fische, wenn sie in den künstlichen Aquarien an den Wasserspiegel gelangen, den verschiedenen Fischzüchtern und Fischbeobachtern bekannt. Ihre Deutung, die noch heute weit verbreitet ist, war aber, meiner Ansicht nach, grundfalsch; sie wurden nämlich als passende Schlingbewegungen gedeutet, durch welche die Fische Luft schnappen, d. h. Luft in ihre Atemhöhle befördern. Auf den ersten Blick erscheint diese Erklärung naheliegend; zieht man aber die eigentümlichen physikalischen Verhältnisse der Luft, des Wassers und des Baues des Atemapparates in Betracht, so leuchtet ein, daß eine solche Annahme völlig unbegründet ist. Hierzu kommen noch meine oben mitgeteilten Beobachtungen betreffend das Wesen dieser Ausspeireflexe, die, wie gesagt, beweisen, daß die Luft, wenigstens für die untersuchten Fische, als Fremdkörper aus den Atemhöhlen durch einen geeigneten Bewegungskomplex ausgestoßen wird, sobald sie in dieselben hineingelangt.

Hierdurch wird natürlich gar nicht die Möglichkeit bestritten, daß die Fische unter Bedingungen schlechter Lufterneuerung in ihrem Behälter sich nach den Wasserschichten ziehen, wo der O_2-Druck am größten ist, d. h. dicht unterhalb des Wasserspiegels, oder dicht in der Nähe einer Luftblase. Unbedingt notwendig ist es hingegen, damit ihre Atmung ohne Störung vonstatten geht, daß das Milieu.

aus dem sie den Sauerstoff schöpfen, immer und ausnahmslos vom Wasser dargestellt wird.

Indessen müssen wir noch den Umstand hervorheben, daß in dieser Hinsicht einige Fischarten minder empfindlich sich zeigten. Sie reagierten kaum mit Ausspeireflexen auf das Eindringen der Luft in ihre Atemhöhlen. Ein Beispiel dieses ausnehmenden Verhaltens haben wir in Conger vulgaris (und überhaupt in den Muraenidae). Werden diese Fische aus dem Wasser in die Luft gebracht, so ist es überaus selten, daß man einen Ausspeireflex wahrnimmt, wie es auch aus den betreffenden Atemkurven (vgl. Taf. 8) zu entnehmen ist. Hier tritt vor allem die reflektorische Hemmung in ihrer völligen Entfaltung auf, der erst spät, wie schon erwähnt, die Luftatmung nachfolgt. Das allgemein bekannte, verhältnismäßig lange Überleben der Aale, wenn sie aus dem Wasser in die Luft gebracht werden, steht sehr wahrscheinlich in Zusammenhang mit diesem Ausbleiben der Ausspeireflexe durch Luft.

Bei den übrigen von mir untersuchten Fischen fand ich aber diesen Ausspeireflex durch Lufteinwirkung immer recht deutlich ausgesprochen.

Es wird jedoch sicher andere Fischarten geben, bei denen der beschriebene Ausspeireflex durch Luft nicht vorkommt, oder bei welchen der Luftaufenthalt keine Reizung darstellt. Hierher wären z. B. die fliegenden Fische (Exocoetus) zu rechnen, oder diejenigen exotischen Flußfische, von denen geschrieben wurde, daß sie ihr natürliches Medium (das Wasser) für mehr oder minder lange Zeit verlassen, um auf Bäume zu klettern, oder ferner diejenigen Fischarten, welche Luftatmung zeigen, wie z. B. die Dipneusten. Das Verschwinden dieses Ausspeireflexes durch Luft stellt gerade sozusagen die erste Stufe dar, die vom Wasserleben zum Leben des Festlandes (Luftatmung) geführt hat.

Betrachten wir nun den Fall der Knorpelfische.

Auch diese Fische zeigen auf mechanische Reizung der Schleimhäute ihrer Atemhöhlen hin reflektorische Bewegungen, die dem beschriebenen Ausspeireflex der Knochenfische ganz entsprechen. Nur tritt hier eine Modifikation zutage, die vom Vorhandensein der Spritzlöcher, die bekanntlich diesen Fischarten eigentümlich sind, bedingt wird. Die Eintrittsöffnung des Inspirationswassers bilden hier an Stelle des Maules, wie gesehen, hauptsächlich die paarigen Spritzlöcher, welche erst bei den Scylliidae und Mustelidae zurücktreten, um der Maulöffnung Platz zu machen. Es ist dann klar,

daß der beschriebene Ausspeireflex hier durch die Spritzlöcher statthaben muß, und man könnte infolgedessen hier von einem „Spritzreflex“ reden.

In der Tat, läßt man einen Faden oder ein Sandkorn durch ein Spritzloch einer Raja oder Torpedo usw. in das Innere der Atemhöhle hineingelangen, so beobachtet man sofort einen heftigen Bewegungskomplex in dem gesamten Atemapparat, der ganz dem bei Knochenfischen oben beschriebenen Ausspeireflex ähnlich ist und welcher auch die drei Komponenten erkennen läßt. Erstens nämlich eine mehr oder minder langdauernde Hemmung der Atmung, zweitens eine forcierte Erweiterung der Atemhöhlen, worauf eine rasche und plötzliche Zusammenziehung der sämtlichen Wände folgt, bei gleichzeitiger starker Erweiterung der Spritzlöcherdeckel. Dadurch entsteht ein kräftiger Wasserstrom, der in entgegengesetzter Richtung als der normale Inspirationswasserstrom ausfließt, d. h. vom Innern der Mundhöhle nach außen durch die Spritzlöcher, da die äußeren Kiemenhöhlenausgänge zusammen mit der ganzen seitlichen Wand am Körper stark gepreßt werden. Der Fremdkörper wird dadurch durch die Spritzlöcher hinausbefördert.

Diese Spritzreflexe kann man ebenfalls bei normalen Tieren spontan gelegentlich beobachten, wenn nämlich eine Schleimflocke oder ein Sandkorn mit dem Atemwasser in die Atemhöhlen gelangt. Die Tiere sind eben überaus empfindlich gegen diese mechanischen Reize von Fremdkörpern.

An Scylliidae und Mustelidae beobachtet man ebenfalls sehr leicht einen ähnlichen Reflex, mit dem Unterschied jedoch, daß hier entsprechend der Rückbildung des Spritzlöcherapparates das Wasser zusammen mit dem Fremdkörper durch die Maulöffnung hinausbefördert wird, ähnlich wie bei den Knochenfischen. Es scheint ferner, daß hier noch ein Unterschied besteht, sofern die Maulöffnung, nachdem sie sich bei der Zusammenpressung der Atemhöhlenwände zum Fortjagen der Fremdkörper weit geöffnet hat, sich in einem vierten Zeitabschnitt dicht zuschließt. Diese Eigentümlichkeiten solcher Ausspeireflexe, durch Fremdkörper in der Mundhöhle ausgelöst, erkennt man leicht an den angegebenen Atemkurven von Scyllium (vgl. Taf. 4).

Squatina zeigt ebenfalls den „Ausspeireflex“, welcher ebenso wie bei den Rochen durch die Spritzlöcher stattfindet. Ich muß aber diesbezüglich noch den Umstand hervorheben, der bei diesem Tier nicht selten vorkommt, besonders wenn starke oder langdauernde Reize angewendet werden, daß nicht nur durch die Spritz-

löcher, sondern auch durch die dazu weitgeöffnete Maulöffnung der Fremdkörper (Sandkörner) mit dem Wasser hinausgejagt wird. Öffnung des Maules kann man übrigens, obwohl selten, durch starke oder anhaltende Reize auch bei Rochen beobachten.

Die Luft zeigt sich nun auch für diese Fische als sehr wirksamer mechanischer Reiz zur Auslösung des beschriebenen „Spritz- oder Ausspeireflexes". Ja es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß die Spritzlöcher ihren Namen der Beobachtung des Wasserausspritzens, wenn diese Tiere aus dem Wasser in die Luft gebracht werden, verdanken. Denn nur unter diesen Bedingungen, oder wenn überhaupt ein Fremdkörper in die Atemhöhlen dieser Fische gelangt, funktionieren diese Löcher als Spritzlöcher, d. h. das Wasser passiert sie von innen nach außen, während hingegen unter normalen Atembedingungen, wie wir im ersten Teil dieser Abhandlung gesehen haben, das Atemwasser durch diese Öffnungen nach der entgegengesetzten Richtung fließt.

In Zusammenhang mit den erwähnten Ausspeireflexen, die durch Eindringen der Luft in die Atemhöhlen ausgelöst werden, und die bei Scyllium, wie gesagt, hauptsächlich durch gewaltiges und wiederholtes weites Aufsperren des Maules zum Ausdruck kommen, steht ferner sehr wahrscheinlich die schon längst an diesen Tieren gemachte Beobachtung, daß nämlich, wenn dieselben aus dem Wasser in die Luft gebracht und gehalten werden, früher oder später ihren stark sauren Mageninhalt erbrechen. Der peripherische Auslösungsreiz dieser Brechakte, die mitunter so gewaltig und zu wiederholten Malen auftreten, daß selbst die Magenwand aus dem Maul herausbefördert wird,[1]) wäre nämlich ebenfalls der Eigenschaft der Luft zuzuschreiben, als Fremdkörper auf die ersten Abschnitte der Schleimhaut des Darmrohres einzuwirken.

VII. Einige äußere Faktoren, die den Atmungsmechanismus der Fische tiefgehend zu ändern vermögen (Dyspnoeerscheinungen und Erstickungskrämpfe).

Besonders durch die Ergebnisse der Untersuchungen, die Schönlein und Willem an Selachiern anstellten, und welche dann von Bethe wiederholt und weitergeführt wurden, entstand die Annahme,

---

[1]) Vgl. z. B. K. Schönlein, a. a. O.

daß die Fische eine ausnehmende Stellung gegenüber den übrigen Wirbeltieren (Kalt- und Warmblüter) insofern einnehmen sollen, daß sie infolge von Sauerstoffmangel keine Erregungserscheinungen (Dyspnoe) zeigen. Diese Verfasser vergaßen aber dabei, wie eingangs erwähnt, die Untersuchungen von Hoppe-Seyler und Duncan, die an Süßwasserfischen Dyspnoeerscheinungen infolge von O_2-Mangel genau beschrieben hatten.

Heutzutage ist jedoch zu bemerken, daß dank den Untersuchungen von mehreren Forschern die Annahme Schönlein's und Bethe's als endgültig widerlegt zu betrachten ist. Wir werden sehen, durch welche Fehlerquelle sie irregeleitet wurden. Indessen will ich noch den Umstand hervorheben, daß selbst Bethe in seiner letzten Abhandlung[1]) über den Sauerstoffmangel als Ursache von Erhöhung der Reflexerregbarkeit Beschleunigung der Atmung infolge von Temperaturerhöhung, also Wärmedyspnoe, bei Gobio fluviatilis angibt.

In meinen Untersuchungen stellte ich mir die Aufgabe, möglichst systematisch die verschiedenen an den übrigen Versuchstieren bekannten Ursachen von Dyspnoe an meinen Fischen zu prüfen, um zu sehen, wie sie darauf in ihren Atembewegungen reagierten. Schon durch alle meine vorherigen Erfahrungen beim Experimentieren mit diesen Tieren wußte ich, wie leicht und durch verhältnismäßig wie schwache Eingriffe diese Tiere die Zahl und den Umfang ihrer Atembewegungen ändern. Sehr oft habe ich in dieser Abhandlung Gelegenheit gehabt, auf diese reflektorische Dyspnoe hinzuweisen. So fand ich, daß jeder frisch gefangene Fisch starke Frequenz- und Intensitätsdyspnoe zeigt, die manchmal mehrere Tage anhalten kann. Fesselung, manchmal bloß die Annäherung des Forschers an die Glaswand, hinter welcher die Fische leben, genügt, tiefgehende Veränderungen in der Zahl und dem Umfang der Atembewegungen des Fisches zu erzeugen. Und diese große Empfindlichkeit der Fische muß andererseits nicht wundernehmen, wenn man ihre biologischen Verhältnisse im freien Meere und ihre äußerst große Beweglichkeit, sowie die große Bedeutung, welche für ihr normales Leben die höheren Sinne, namentlich das Auge besitzt, in Betracht zieht. Im folgenden will ich aber von diesen Dyspnoeerscheinungen, durch peripherische Sinnesreize hervorgerufen (reflektorische Dyspnoe), absehen, und bloß die Dyspnoeerscheinungen be-

[1]) A. Bethe, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffs auf die Reflexerregbarkeit. Festschrift für Rosenthal. Leipzig 1906.

rücksichtigen, die durch Veränderung von allgemeinen äußeren Bedingungen (Temperatur, Gasgehalt des Wassers usw.) zustandekommen.

Die Untersuchungsmethoden, die ich dabei anwendete, bestanden lediglich in der direkten Beobachtung und Aufzählung der Atembewegungen pro Minute. Die graphische Verzeichnung der Atembewegungen war dadurch ausgeschlossen, daß, wie oft gesagt, die Fesselung der Tiere an und für sich eine Ursache von Dyspnoe war.

a) Wärmedyspnoe.

Daß eine schon wenige Grade betragende Erhöhung der Temperatur des Wassers eine Vermehrung in der Zahl und eine Verstärkung im Umfange der Atembewegungen zur Folge hat, konnte ich wiederholte Male an verschiedenen Fischarten feststellen. Im folgenden seien einige derartige Versuche mitgeteilt, die ich meinem Versuchsprotokoll entnehme.

Besonders die Grundfische (Scorpaena, Uranoscopus usw.) erwiesen sich als gut geeignet für diese Untersuchungen wegen ihrer seßhaften und verhältnismäßig trägen Natur und normalen Langsamkeit des Atemrhythmus. Zu diesen Untersuchungen und zu den Untersuchungen über den O_2-Mangel nahm ich zwei einander gleiche viereckige dickwandige Glasgefäße, welche je 3600 ccm Wasser enthielten; ihre oberen geschliffenen Ränder gestatteten, dieselben mit einem geschliffenen Deckel wasserdicht zu schließen.

Zu diesen Untersuchungen über Wärmedyspnoe erwärmte ich in einem zugeschlossenen und vollständig mit der Flüssigkeit gefüllten Kolben eine bestimmte Menge (mehrere Liter) Seewasser gewöhnlich bis zur Temperatur von 32° C; dabei wurde ganz besonders darauf geachtet, daß dadurch kein Gas aus dem Wasser entwich, denn sonst hätte man nicht nur ein erwärmtes, sondern auch ein O_2-armes Seewasser bekommen. Eine solche, mit den angegebenen Maßregeln ausgeführte Erwärmung von 24° C bis zu 32° C ließ in der Tat keine Gasbildung erkennen.

3. Sept. 1906.

Es werden die zwei Versuchsglasgefäße (je 3600 ccm Wasser enthaltend) mit gleichen Mengen Seewasser, aus demselben Bassin geschöpft, gefüllt; mit dem Unterschied, daß die eine Wassermenge vorher zu 32° C erwärmt wurde, während die zweite ihre normale Temperatur von 24° C beibehielt. Mittels zwei Thermometern, die in das Wasser jeden Gefäßes tauchen, kann man bequem die Temperatur des Wassers in jedem Augenblick feststellen.

1 Uhr 40 Nm. — Ein normales Individuum von Scorpaena ustulata, etwa 10 cm lang, wird in das eine Gefäß, dessen Wasser die Temperatur von 24° C aufwies, gebracht. Das Tier setzte sich ruhig auf den Boden, seiner Gewohnheit gemäß; seine Atembewegungen werden gezählt, sie betrugen 24 pro Minute.

1 Uhr 50. — Wird in das zweite Gefäß übergebracht, dessen Wasser die Temperatur von 31° C zeigte. Das Tier liegt wieder ruhig am Boden; man beobachtet aber deutlich, daß seine Atembewegungen allmählich an Intensität und Zahl zunehmen, bis schließlich eine recht ausgesprochene Intensitäts- und Frequenzdyspnoe zutage tritt. Auch die reflektorische Erregbarkeit des Tieres hat im allgemeinen zugenommen; man beobachtet häufige und heftige Ausspeireflexe, die durch kleine vom Tier selbst stammende Schleimflocken, die ins Maul gelangt sind, ausgelöst werden.

1 Uhr 57. — Man zählt 62 Atemzyklen pro Minute.

2 Uhr 5. — Alles wie oben. Atemzyklen 62—64 pro Minute. Wassertemperatur 30° C. Das Tier wird nun in das erste Gefäß wieder übergebracht. Wassertemperatur 24° C.

2 Uhr 20. — Wassertemperatur 24° C. Das Tier zeigt sein normales Verhalten wieder. Seine Atemzyklen betragen 30 pro Minute. Wird wieder in das zweite Gefäß übergebracht, dessen Wassertemperatur 29,5° C beträgt.

2 Uhr 35. — Wassertemperatur 29° C. Erhöhte Reflexerregbarkeit. Atemzyklen 60 pro Minute. Wird in das Wasser von 24° C wieder übergebracht.

2 Uhr 48. — Wieder normales Verhalten. 32 Atemzyklen pro Minute.

2 Uhr 52. — Wird in das Wasser von 28,5° C gesetzt.

3 Uhr 3. — Starke Dyspnoe ut supra. 60 Atemzyklen pro Minute. Häufige Ausspeireflexe. Wassertemperatur 28° C. Der Versuch wird unterbrochen.

Völlig überflüssig scheint mir, weitere ähnliche Versuche, an anderen Fischarten mit gleichen Resultaten angestellt, hier anzuführen.

Es besteht in dieser Hinsicht zweifellos eine vollständige Übereinstimmung zwischen dem Verhalten der Atemzentren der höheren Wirbeltiere und der Fische; Erhöhung der normalen Umgebungstemperatur, an die sie gewöhnt sind, bewirkt als primäre Folge eine deutliche Zunahme in der Zahl und dem Umfang der Atembewegungen nebst einer Erhöhung der gesamten Reflextätigkeit. Sekundär kann sie natürlich eine Herabsetzung dieser Tätigkeiten zur Folge haben, wenn nämlich Ermüdung und Erschöpfung der Zentren eintreten.

Man könnte jedoch einwenden, daß dies nur bei künstlich hervorgerufenen und akut verlaufenden Temperaturänderungen zutrifft,

während es unter normalen Bedingungen, etwa wenn die Temperaturänderungen langsam vor sich gehen, wie die Schwankungen im Meer vom Sommer zum Winter, nicht mehr vorkommt. Gegen einen solchen Einwand und zugunsten der Annahme, daß die Fische auch unter sonst normalen Bedingungen im Sommer eine ausgiebigere Atemtätigkeit zeigen als im Winter, spricht deutlich die folgende Tabelle,

Zahl der Atemzyklen verschiedener normaler Fische im Sommer und im Winter.

	Namen der Fische	Zahl der Atemzyklen pro Minute anfangs August 1906 Temp. d. Wassers 23° C	Zahl der Atemzyklen pro Minute anfangs Dezember 1906 Temp. d. Wassers 14° C	Bemerkungen
	Knochenfische			
1.	Serranus scriba	56	24	
2.	Serranus hepatus (gigas)	30—36	4—6	
3.	Scorpaena porcus	18	7—9	
4.	Trachinus draco (großes Exemplar)	26	12	
5.	„ „ (mittleres „)	44	12	
6.	Uranoscopus scaber	37—40	12	
7.	Trigla corax	89	48—54	
8.	Dactylopterus volitans	38—40	34	Kann nicht die niedrigen Temperaturen ertragen, stirbt im Winter (bei 12° C)
9.	Gobius paganellus	30	18	
10.	Blennius gattorugine	120	36—40	
11.	Labrus festivus	150	50	
12.	Conger vulgaris	48	16	
13.	Muraena helena	26	20	Krank (?)
14.	Syngnathus acus	68	30	
15.	Balistes capriscus	100	84	Kann nicht die niedrigen Temperaturen ertragen, stirbt im Winter (bei 12° C)
	Knorpelfische			
16.	Scyllium catulus	52	28	
17.	Squatina angelus	122-134	60	
18.	Torpedo ocellata	60	18—20	

in der ich die Zahlen der Atemzyklen von verschiedenen in den großen Aquarien der zoologischen Station, zum Teil seit mehreren Jahren lebenden Fische zusammengestellt habe, so wie ich dieselben in zwei verschiedenen Jahreszeiten (Sommer und Winter) fast ausnahmslos an denselben Individuen bestimmt habe.

Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß bei einer Erhöhung der Temperatur von 14 auf 23° C die Zahl der Atemzyklen der verschiedenen Fische etwa um das Zwei- bis Dreifache zunimmt. Die einzigen Ausnahmen von dieser Gesetzmäßigkeit werden von Dactylopterus (8), Muraena (13) und Balistes (15) gebildet, welche fast gar keinen Unterschied in der Zahl ihrer Atembewegungen in Zusammenhang mit den Jahreszeiten (Wassertemperatur) zeigten. Hinsichtlich dieser Ausnahmen müssen wir aber den Umstand hervorheben, daß sowohl Dactylopterus wie Balistes die niedrigen Temperaturgrade nicht ertragen,[1]) indem alle Exemplare dieser Fischarten im Aquarium beim Beginn des Winters sterben, und niemals in den Wintermonaten im Neapeler Golf gefangen werden. Sehr wahrscheinlich wandern sie zu dieser Zeit nach Meergegenden milderer Temperatur. Dann ist ihre Dyspnoe im Winter wohl als Folge der niederen Temperatur, welche als wirksamer peripherischer Reiz des Zentralnervensystems dieser Tiere aufzufassen ist, zu erklären. Für den Fall von Muraena ist der Umstand hervorzuheben, daß sie anfangs des Winters wahrscheinlich krank war. denn zu dieser Zeit war eine große Anzahl dieser Tiere, welche in ein und demselben Bassin lebten, an einer unbekannt gebliebenen Infektionskrankheit zugrunde gingen. (Sehr wahrscheinlich handelte es sich um eine parasitische Krankheit, durch eine besondere Art von Helminthen hervorgerufen.)

Diese normalen Schwankungen der Atemtätigkeit der verschiedenen Fische in Zusammenhang mit den Schwankungen der äußeren Temperatur wären natürlich nicht mehr zu beobachten bei denjenigen Tiefseefischen, welche in der Gegend der Meerestiefe leben, welche die Schwankungen der Jahreszeitentemperatur nicht erfährt.

Im Einklang mit dieser Tatsache der Verschiedenheit der Atemtätigkeit der gewöhnlichen Fischarten der höheren Meeresschichten steht übrigens die allen Fischzüchtern bekannte Erfahrung, daß die Fische im Sommer eine viel größere Gefräßigkeit zeigen als im Winter.

---

[1]) Vgl. S. Lo Bianco, Notizie biologiche etc. a. a. O.

b) Sauerstoffmangeldyspnoe.

Zahlreich und mannigfaltig wurden die Untersuchungen über die Frage nach der Entstehung der Dyspnoe durch Sauerstoffarmut in der Wasserumgebung der verschiedenen Fische, vor allem deswegen, weil diesbezüglich einander widersprechende Angaben in der Literatur vorlagen. Wie oben erwähnt, suchten nämlich SCHÖNLEIN und WILLEM, desgleichen BETHE auf Grund ihrer Untersuchungen an Selachiern im Gegensatz zu HOPPE-SEYLER und DUNCAN den Atemzentren der Fische eine Sonderstellung gegenüber denjenigen der übrigen Wirbeltiere einzuräumen. Nach Angaben der ersteren sollten die Fische überhaupt keine O_2-Mangeldyspnoe zeigen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen führen hingegen übereinstimmend zu dem Schluß, daß alle Fische ebenso wie alle atmenden Tiere mit erhöhter Atemtätigkeit auf O_2-Mangel des Mediums primär reagieren. Als sekundäre Erscheinung tritt natürlich bei fortdauerndem O_2-Mangel Lähmung und schließlich Tod ein, auch hier unter Anfällen von unkoordinierten Krämpfen der sämtlichen Körpermuskulatur, die den bekannten TENNER-KUSSMAUL'schen Erstickungskrämpfen der Warmblüter entsprechen.

Von den angestellten Versuchen mögen hier drei aus dem Protokoll ausführlich wiedergegeben werden, die die Folgen des O_2-Mangels an drei verschiedenen Fischen recht deutlich veranschaulichen.

Zu diesen Versuchen wurden immer zwei möglichst gleiche und normale Fische genommen, von denen der eine für den Versuch und der andere für den Kontrollversuch diente. Sie wurden in die oben erwähnten zwei Glasgefäße (von je 3600 ccm Gehalt) gebracht, von denen das eine entgastes Seewasser und das zweite gewöhnliches Seewasser enthielt. Um das Seewasser von Luft zu befreien, wurde es in einem Wasserbade zu etwa 40° C erwärmt, während es mittels einer starken Wasserstrahlpumpe während etwa 10 Minuten evakuiert wurde. Unter diesen Bedingungen tritt keine nennenswerte Verdunstung des Seewassers ein. Bevor es für den Versuch gebraucht wurde, wurde es selbstverständlich zur Umgebungstemperatur zurückgebracht. Beide Glasgefäße waren nach Füllung mit dem entsprechenden Wasser dann mit dem geschliffenen Deckel luftdicht geschlossen, nachdem man vorher sorgfältig jede Luftblase aus dem Gefäß entfernt hatte.

Versuch I. 30. August 1906.

Zwei normale Individuen von Serranus scriba, die, wie immer, seit langer Zeit in dem einen großen Bassin lebten und sich immer ganz gesund zeigten, werden ohne große Mühe aus dem Bassin herausgeholt und in die kleinen Glasgefäße gebracht, von denen das eine luftfreies Seewasser, und das andere gewöhnliches Seewasser enthält. Das eine Tier (A) ist etwas größer als das zweite (B) (vgl. unten die bezügliche Länge und das Gewicht des Körpers); es wird in das normale Seewasser gesetzt, während B in das luftfreie Seewasser kommt.

Wassertemperatur in den beiden Gefäßen und in dem großen Bassin, wo sie bisher lebten, 23° C.

Versuchsbeginn: 12 Uhr 15 Minuten.

	A (normales Seewasser)	B (entgastes Seewasser)
12 Uhr 20 Min.		72 Atemzyklen pro Min., die Tiefe der einzelnen Atembewegungen wird immer größer als am Beginn.
12 Uhr 22 Min.	38 Atemzyklen pro Min., sie zeigen normalen Umfang und Tiefe.	
12 Uhr 24 Min.		Ganz ausgesprochene Intensitäts- und Frequenzdyspnoe.
12 Uhr 30 Min.		86 tiefe Atemzyklen pro Min. Unruhig und entfärbt.
12 Uhr 32 Min.	42 Atemzyklen, normales ruhiges Verhalten; Vergleichung mit B zeigt deutlich den tiefgehenden Unterschied.	
12 Uhr 43 Min.		82 Atemzyklen pro Min., überaus starke Dyspnoe; mitunter wird der beschleunigte und verstärkte Atemrhythmus von einem heftigen und raschen, durch irgendwelche Schleimflocken ausgelösten Ausspeireflex unterbrochen. Schleimabsonderung aus der ganzen Körperoberfläche. Unruhig.
12 Uhr 50 Min.	36 normale Atemzyklen pro Min., völlig normales Verhalten.	
1 Uhr 5 Min.		73 Atemzyklen pro Min. Die Intensitätsdyspnoe wird immer stärker. Erbricht Nahrungsreste.

	A (normales Seewasser)	B (entgastes Seewasser)
1 Uhr 7 Min.	40 ruhige Atemzyklen pro Min.	
1 Uhr 30 Min.		60 Atemzyklen pro Min. Die Intensitätsdyspnoe hat etwas nachgelassen.
1 Uhr 35 Min.	42 Atemzyklen pro Min.	
2 Uhr 3 Min.		56 Atemzyklen pro Min.; das Tier korrigiert nicht mehr die angenommene abnorme Lage des nach einer Seite gebeugten Körpers. Die Reflexerregbarkeit zeigt sich herabgesetzt. Stark verblaßt.
2 Uhr 10 Min.	44 Atemzyklen pro Min., normales Verhalten.	
2 Uhr 30 Min.	Beinahe normales Verhalten.	46 Atemzyklen pro Min., tief und schwer. Ist auf den Rücken gefallen. Lagereflexe vollkommen verschwunden. Auf starke Reize hin reagiert es noch, aber schwach.
		Es sind Ruheperioden zu beobachten, während welcher die tiefen und immer langsamer werdenden Atemzyklen in unkorrigierter Rückenlage vonstatten gehen, Ruheperioden, die von Perioden heftiger allgemeiner Erregung abwechselnd unterbrochen werden, während welcher das Tier rasche koordinierte Schwimmbewegungen nach jeder Richtung hin gegen die Glaswände ausführt.
2 Uhr 35 Min.		Periode von überaus starker allgemeiner Erregung; Zuckungen der ganzen Körpermuskulatur, die z. T. unkoordinierte Bewegungen darstellen.

	A (normales Seewasser)	B (entgastes Seewasser)
2 Uhr 37 Min.		Liegt jetzt bewegungslos auf der Flanke; überaus langsame und tiefe Atembewegungen; mitunter einige Ausspeireflexe. Der Atemrhythmus wird durch Perioden von Atemstillstand unterbrochen (Cheyne-Stokes'sche Atmung). Im ganzen zählt man 10 – 12 Atembewegungen pro Min. Während des Atemstillstandes bleiben Maul, Kiemendeckel und Branchiostega stark erweitert; von diesen verschiedenen Partieen des Gesamtatemapparates zeigt noch recht deutliche Atembewegungen bloß die M. Branchiostega.
2 Uhr 40 Min.		Völlig bewegungslos; der Gesamtatemapparat stark erweitert. Es ist bloß noch eine Zuckung der Körpermuskulatur zu beobachten.
2 Uhr 42 Min.		Wird der Deckel des Gefäßes entfernt, das Tier, mit einem Glasstab berührt, reagiert nicht mehr: aus dem Wasser in die Luft gebracht, schließt sich jedoch das Maul, Kiemendeckel und Branchiostega krampfhaft zu. Wird wieder in das Wasser gebracht.
2 Uhr 45 Min.		Hat Atembewegungen überhaupt nicht mehr gezeigt. Jetzt beobachtet man fibrilläre und tetanische Krämpfe (völlig unkoordiniert) der gesamten Körpermuskulatur, die besonders an den Muskeln der Branchiostega und der Flossen deutlich und anhaltend zutage treten.

	A (normales Seewasser)	B (entgastes Seewasser)
3 Uhr		Aus dem Wasser in die Luft gebracht, zeigt sich völlig bewegungslos; er ist offenbar tot. Von den Befunden der sofort vorgenommenen Obduktion sei folgendes hervorgehoben. Das Herz pulsiert noch; das Blut völlig venös. Magen leer; seine Schleimhaut zeigte sehr stark saure Reaktion. Sehr gute allgemeine Ernährungszustände der Gewebe; die Leber stark entwickelt, weiß und überaus an Fett reich. Die Länge des Tieres beträgt 15 cm, sein Körpergewicht 57 g.
3 Uhr 2 Min.	36 Atemzyklen pro Min., zeigt sich unruhig und verblaßt; auch Intensitätsdyspnoe ist deutlich erkennbar.	
3 Uhr 30 Min.	28 Atemzyklen pro Min., liegt auf einer Flanke. Lagereflexe verschwunden. Ganz verblaßt. Es sind Perioden starker allgemeiner Erregung abwechselnd mit Perioden tiefer Ruhe zu beobachten.	
3 Uhr 45 Min.	Periodische Atemtätigkeit, starke allgemeine Erregung.	
3 Uhr 52 Min.	Aus dem Wasser in die Luft gebracht reagiert kaum mehr. Plötzlich sind kräftige koordinierte Zuckungen der Körpermuskeln zu beobachten, und dann wieder Ruhe.	
3 Uhr 53 Min.	Die letzte Atembewegung.	
3 Uhr 55 Min.	Fibrilläre und tetanische unkoordinierte anhaltende Krämpfe der gesamten Körpermuskulatur, die besonders in den Muskeln der Branchiostega und der Rücken-	

	A (normales Seewasser)	B (entgastes Seewasser)
	flossen deutlich hervortreten. Ihre Dauer bedeutend länger als bei B.	
4 Uhr	Die tetanischen und fibrillären unkoordinierten Krämpfe sind immer noch bemerkbar.	
4 Uhr 2 Min.	Jetzt ist vollständige Bewegungslosigkeit eingetreten. Von den Obduktionsbefunden sei folgendes erwähnt: Herz noch pulsierend. Nervenstämme noch reizbar. Magen im vorgeschrittenen Zustand der Verdauung einer Sardine. Sehr gute allgemeine Ernährungszustände. Leber stark entwickelt, weißlich und an Fett reich. Länge des Tieres 17,5 cm, Körpergewicht 79 g.	

Versuch II. 31. August 1906.

Zwei gleiche, seit langer Zeit in dem großen Bassin zusammenlebenden Individuen von Scorpaena ustulata werden, wie bei Versuch I, in die zwei Glasgefäße gebracht, von denen das eine luftfreies und das andere normales Seewasser enthält. Die kurz vorher in dem gemeinsamen großen Bassin gezählten Atemzyklen beider Fische zeigten sich in der Zahl und dem Umfang genau gleich.

Versuchsbeginn: 12 Uhr 40 Min.

	A (normales Seewasser)	B (luftfreies Seewasser)
12 Uhr 45 Min.		Es hat sich deutliche Intensitäts- und Frequenzdyspnoe schon entwickelt. 44 Atemzyklen pro Min. Unruhig.
12 Uhr 47 Min.	20 Atemzyklen pro Min., völlig normales Verhalten.	Hat ein Stück Sardinenfleisch erbrochen.
12 Uhr 50 Min.		Überaus starke Intensitäts- und Frequenzdyspnoe.

	A (normales Seewasser)	B (luftfreies Seewasser)
1 Uhr		Ut supra: erhöhte Reflexerregbarkeit; mitunter Ausspeireflexe. 44 Atemzyklen pro Min.
1 Uhr 5 Min.	16 Atemzyklen pro Min., die einzelnen Atembewegungen zeigen normale Tiefe und Umfang; die Maulöffnung bleibt halb geschlossen, der Exspirationswasserstrom tritt nur durch die Branchiostegalklappe aus, während die übrigen Abschnitte des freien Branchiostegalrandes am Körper dauernd anliegen.	Die einzelnen Atembewegungen sind deutlich forciert; Maul, Kiemendeckel und Branchiostega führen umfangreichste Bewegungen aus; der Exspirationswasserstrom tritt durch den ganzen abgehobenen äußeren Kiemenwändespalt aus. Verblaßt.
1 Uhr 22 Min.		48 Atemzyklen pro Min. Die Intensitätsdyspnoe ist sehr ausgesprochen. Unruhe. Ausspeireflexe.
1 Uhr 24 Min.	16 normale Atemzyklen; ruht ruhig am Boden.	
1 Uhr 55 Min.	Ut supra.	Ut supra.
2 Uhr 30 Min.	Ebenso.	Ebenso.
3 Uhr 40 Min.		Zeigt sich sehr matt. 30 Atemzyklen pro Min. Mitunter Perioden heftiger allgemeiner Erregung; Schwimmbewegungen nach allen Richtungen hin, bei weitgeöffnetem Maul.
3 Uhr 47 Min.		Atemrhythmus durch langdauernde Pausen unterbrochen. Mitunter Zittern an den Muskeln der Branchiostega. Perioden starker Allgemeinerregung. Atemstillstand.
3 Uhr 50 Min.		Auf eine Flanke gelegt, reagiert nicht mehr. Bewegungslos. Der ganze Atemapparat steht still in abnormer Inspirationsstellung; stärkste Erweiterung der Mund-

	A (normales Seewasser)	B (luftfreies Seewasser)
		höhlen- und Kiemenhöhlenwände. Wird am Schwanz mit einer Pinzette gezwickt; antwortet mit aktiver Verengerung des Gesamtatemapparates (Exspiration); hierauf wird derselbe aber wiederum stark erweitert. Der Versuch wird mit dem gleichen Erfolg noch einmal wiederholt. Sonst keine spontanen Bewegungen.
3 Uhr 54 Min.		Sehr heftige, bis 4 Uhr 2 Min. anhaltende unkoordinierte fibrilläre und tetanische Krämpfe der ganzen Körpermuskulatur. Hierauf Tod des Zentralnervensystems. Von den Obduktionsbefunden sei folgendes hervorgehoben: Das Herz noch pulsierend. Magen leer. Leber stark entwickelt, weißlich und an Fett sehr reich. Allgemeine Ernährungszustände des Tieres ausgezeichnet. Länge des Körpers: 13 cm. Gewicht „ „ 39 g.
4 Uhr 7 Min.	34 Atemzyklen pro Min., Beginn der ersten Zeichen der Intensitätsdyspnoe; sonst ganz normales Verhalten; wird indessen befreit und in sein großes Bassin zurück gebracht.	

Versuch III. 6. Dezember 1906.

Temperatur des Seewassers 14° C.

Es werden zu diesem Versuch zwei gleiche kleine Individuen von Scyllium catulus gewählt, die in ihrem gemeinsamen großen Aquarium 54 Atemzyklen pro Min. vollführten. Das eine (A) wird in das eine Glasgefäß gebracht, welches nur 2200 ccm normales Seewasser enthält, während das andere Tier (B) in das zweite Glasgefäß gebracht wird, welches 2200 ccm luftfreies Seewasser enthält. Beide Glasgefäße werden im Gegensatz zu den zwei oben angeführten Versucheu nicht mit dem Deckel zugeschlossen. Versuchsbeginn: 1 Uhr 20 Min.

	A (normales Seewasser)	B (luftfreies Seewasser)
1 Uhr 20 Min.		54 Atemzyklen pro Min.
1 Uhr 22 Min.	54 Atemzyklen pro Min.	
1 Uhr 25 Min.		Unruhe; schwimmt unaufhörlich hin und her. 66 Atemzyklen pro Min.
1 Uhr 27 Min.	Ruht ganz ruhig am Boden, 54 Atemzyklen pro Min.	
1 Uhr 30 Min.		Die Unruhe nimmt zu. 72 Atemzyklen pro Min.
1 Uhr 32 Min.		Nach einer Zahl kräftiger Bewegungen ruht er jetzt am Boden. 78 Atemzyklen pro Min. Überaus deutliche Frequenz- und Intensitätsdyspnoe.
	Temp. des Wassers: 15 ° C.	Temp. des Wassers: 15 ° C.
1 Uhr 35 Min.		Ruht am Boden. 60 Atemzyklen.
1 Uhr 37 Min.	54 Atemzyklen. Ut supra.	
1 Uhr 40 Min.		Unruhe. 78 Atemzyklen.
1 Uhr 43 Min.	54 Atemzyklen. Keine Änderung.	
1 Uhr 45 Min.		Ruht am Boden. 84 Atemzyklen. Starke Intensitätsdyspnoe.
1 Uhr 52 Min.	54 Atemzyklen. Ganz wie oben.	
1 Uhr 55 Min.		66 Atemzyklen pro Min. Unruhe.
2 Uhr 5 Min.		60 Atemzyklen pro Min. Ruhe.
2 Uhr 7 Min.	54 Atemzyklen. Ut supra.	

	A (normales Seewasser)	B (luftfreies Seewasser)
2 Uhr 12 Min.		Ruht am Boden. 48 Atemzyklen. Atemtätigkeit schwach und periodisch.
2 Uhr 14 Min.	60 Atemzyklen. Ganz unverändert.	
2 Uhr 27 Min.		60 Atemzyklen pro Min. Mitunter langdauernde Atempausen.
2 Uhr 30 Min.	54 Atemzyklen. Ut supra.	
2 Uhr 35 Min.		Überaus heftige Allgemeinerregung.
2 Uhr 43 Min.		Ut supra; 90 Atemzyklen pro Min.
2 Uhr 55 Min.		Ruhe; der Atemrhythmus wird durch langdauernde Ruhepausen unterbrochen.
3 Uhr 15 Min.		Wiederum eine Periode von überaus starker Erregung. Der Versuch wird unterbrochen.
3 Uhr 16 Min.	54 Atemzyklen. Das Tier blieb während der ganzen Beobachtungszeit immer an demselben Ort ruhig liegen. Der Versuch wird unterbrochen.	

Aus diesen Versuchsergebnissen geht deutlich hervor, daß der Einfluß des Sauerstoffmangels auf die Atemzentren und überhaupt auf das Zentralnervensystem der Fische (Knochen- und Knorpelfische) in auffallend gleichen Erscheinungen sich äußert, wie bei den übrigen Landwirbeltieren. Auf Grund dieser Untersuchungen müssen wir infolgedessen in dieser Hinsicht jede Sonderstellung der Zentra der Fische gegenüber den anderen Wirbeltieren in Abrede stellen und vielmehr erkennen, daß es sich hier um allgemeine Eigenschaften der Funktionen des Zentralnervensystems (Atemzentren) der Wirbeltiere (und vielleicht auch der Wirbellosen) handelt.

In der Tat haben wir gesehen, daß in Übereinstimmung mit den bekannten Erfahrungen an den höheren Wirbeltieren auch die Fische, in ein sauerstoffarmes Medium gebracht und gehalten:

1. eine sich mehr oder minder rasch entwickelnde Intensitäts- und Frequenzdyspnoe, die wiederum mehr oder minder lange Zeit anhält, klar erkennen lassen.

2. Auf diese Verstärkung der Atemtätigkeit folgt dann bei dauerndem O_2-Mangel eine Herabsetzung derselben, die vermutlich auf Ermüdung und Erschöpfung (= Arbeitslähmung) der Zentren beruht, welche auch zur Periodenbildung in dem Atemrhythmus (also zu dem als CHEYNE-STOKES'sche Atemänderung bekannten Phänomen) führt.

3. Man beobachtet ferner vor der tiefgehenden und endgültigen Herabsetzung der Tätigkeit der Atemzentren Perioden von allgemeiner Erregung im Gesamtzentralnervensystem, die sich sowohl als heftige spontane Bewegungen, wie als erhöhte Reflexerregbarkeit kundgibt. Alle diese Bewegungen ohne Ausnahme zeigen noch die sämtlichen Merkmale der Koordination, was darauf hindeutet, daß alle integrierenden Bestandteile des Zentralnervensystems und vor allem die von mir genannten Koordinationsmechanismen,[1]) d. h. die afferenten oder sensiblen Zentralelemente noch normalerweise funktionieren.

4. Hierauf folgt endgültiger Atemstillstand, völlige Bewegungslosigkeit, und vollständige Anästhesie; das Tier reagiert mit Reflexen überhaupt nicht mehr selbst auf die stärksten Reize hin. Hervorzuheben ist hierbei noch der Umstand, daß bei den Knochenfischen als ultimum moriens des Gesamtatemapparates die Muskeln der Membrana branchiostega auftreten. Es ist gerade gar nicht selten zu beobachten, daß bei völliger Bewegungslosigkeit des Unterkiefers und des Kiemendeckels der Branchiostegalapparat noch eine Zeitlang sich rhythmisch zu kontrahieren fortfährt, wie bei den normalen Atembewegungen, freilich in einem an Zahl und Umfang der Bewegungen verminderten Masse. Dieser Abschnitt des Atemapparates der Knochenfische würde also sein Gegenstück im Zwerchfell der Warmblüter finden, das ebenfalls das ultimum moriens des Gesamtatemapparates dieser Tiere darstellt; denn auch es fährt fort, eine Zeitlang noch sich rhythmisch zu kontrahieren, wenn alle übrigen Partien des Atemapparates stillstehen.

[1]) Vgl. BAGLIONI, Zur Analyse der Reflexfunktion.



5. Damit sind aber noch nicht alle Bestandteile des Zentralnervensystems der Fische tot; denn, wie aus den obigen Versuchen sich klar ergibt, treten 5—10 Minuten, nachdem jede spontane Bewegung und überhaupt jede Spur von Reflexerregbarkeit erloschen ist, stürmische und auf die ganze Körpermuskulatur sich erstreckende fibrilläre und tetanische Krämpfe ein, welche alle Merkmale der wahren tetanischen Krämpfe zeigen, da sich dabei zu gleicher Zeit alle Muskeln kontrahieren, so daß keinerlei koordinierte Bewegungen zustande kommen. Diese Krämpfe dauern meist ziemlich lange Zeit, mitunter mehrere Minuten (5—10). Sehr wahrscheinlich sind dieselben der äußere Ausdruck der Erregung der zweiten Reihe der Zentralmechanismen, nämlich der motorischen Bestandteile des Zentralnervensystems [die großen Zellen der Vorderhörner, letzte gemeinsame Strecke von Sherrington [1])]. In dieser Annahme bin ich durch mehrere indirekte Gründe bestärkt, von denen hier folgende zwei erwähnt seien. Erstens das Merkmal der Unkoordination der Bewegungen; es sind Muskelzuckungen, als ob man die motorischen Nervenstämme oder aber deren Ursprungszellen künstlich mit einem tetanisierenden Strom oder auch mit einzelnen starken Reizen reizte.[2]) Zweitens die Tatsache, daß unter den verschiedenen Bestandteilen, in welche man das Gesamtreflexorgan experimentell zu zergliedern vermag, gerade die motorischen Mechanismen es sind, die, wenigstens bei den Kaltblütern, am letzten sterben.[3])

Auf die Erörterung der an den Fischen beobachteten Tatsachen zurückkommend, sei noch bemerkt, daß die eben erwähnten Krämpfe das letzte Zeichen der Tätigkeit des Zentralnervensystems darstellen. Daß sie ferner, wie alle obigen Erscheinungen, durch Tätigkeit des Zentralnervensystems zustande kommen, kann man in jedem Augenblick ihres Ablaufes dadurch beweisen, daß sie sofort durch Ausschaltung des Zentralorgans (Zerstörung desselben oder künstliche Trennung der Muskeln vom Zentralnervensystem) für immer und völlig zum Verschwinden gebracht werden.

---

[1]) C. S. Sherrington, Über das Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe und das Prinzip der gemeinsamen Strecke. Ergebnisse der Physiol., IV. Jahrg., 1905.

[2]) Vgl. S. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion a. a. O.; sowie S. Baglioni und G. Fienga, Una proprietá specifica degli elementi motori del midollo spinale, Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. VI, 1907, pag. 465.

[3]) Vgl. S. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion a. a. O.

Dieselben Erscheinungen, die also als Erstickungserscheinungen aufzufassen sind, sind nun unter allen Umständen zu beobachten, welche Behinderung des respiratorischen Gasaustausches der Fische zur Folge haben. Von diesen künstlich herbeigeführten Bedingungen der Erstickung sei hier der schon oben besprochene Aufenthalt der Fische in der Luft außerhalb ihres normalen Mediums hervorgehoben. Die Luftatmung stellt, wie wir gesehen haben, ein für diese Tiere ganz abnormes Vorkommen dar, und sie genügt nicht auf die Dauer, besonders wegen der eigentümlichen Verhältnisse der Kiemenblätter, (vgl. oben S. 233) den respiratorischen Gaswechsel (vor allem das O_2-Bedürfnis) zu decken. Bei lang anhaltendem Aufenthalt in der Luft treten nun schließlich ganz dieselben Erstickungserscheinungen auf, wie beim O_2-armen Seewasser, so Perioden von heftiger Allgemeinerregung, die mit Bewegungslosigkeit und Reflexlosigkeit abwechseln, dann periodische Atmung, hierauf Atemstillstand und allgemeine Anästhesie, schließlich die beschriebenen fibrillären und tetanischen Krämpfe der ganzen Körpermuskulatur, welche dem endgültigen Tod aller Bestandteile des Zentralnervensystems unmittelbar vorangehen.

Die Zeit, welche von dem Augenblick des Herausholens der Fische aus dem Wasser bis zu dem Augenblick des Todes verstreicht, variiert sehr, vor allem im Zusammenhang mit den verschiedenen Fischarten. Im allgemeinen habe ich diesbezüglich beobachtet, daß von den drei ersten Gruppen, in die ich die von mir untersuchten Fischarten eingeteilt habe, besonders die dritte Gruppe, d. h. die seßhaften Grundformen lange Zeit (2—3 Stunden im Sommer) der Erstickung in der Luft widerstehen, so z. B. Scorpaena, Uranoscopus usw. Im Einklang mit diesen Versuchsergebnissen steht übrigens die von mir oft gemachte Beobachtung, daß unter den von den Marktfischern in ihren Körben zusammengehäuften Fischen gerade Uranoscopus noch lebend (man sah noch die rhythmischen Atembewegungen der M. Branchiostega) und unter verhältnismäßig guten Bedingungen ankam. Dagegen die pelagischen freischwimmenden Formen gingen außerhalb ihres Mediums nach wiederholten heftigen Bewegungen der ganzen Körpermuskulatur verhältnismäßig rasch zugrunde. Joseph Noé[1]) hatte übrigens ähnliches an Banyuls-sur-Meer im August 1893 beobachtet: „Plus

[1]) Joseph Noé, Variation avec l'habitat de la résistance des Poissons a l'asphyxie dans l'air. C. R. d. l. Soc. d. Biol. 1893, pag. 1049.

une espèce," schreibt er, „est sédentaire, plus elle résiste à l'asphyxie dans l'air. Moins elle est sédentaire, moins elle offre de résistance à cette asphyxie". Die dafür von ihm geäußerte Erklärung, daß nämlich dies darin seinen Grund hat, daß nach den Untersuchungen Jolyet's und Regnard's die seßhaften Fischformen mehr Sauerstoff aufnehmen, scheint mir freilich völlig unbegründet.

Dieser zeitliche Unterschied der verschiedenen Fischarten ist vielmehr dadurch bedingt, daß die verschiedenen Fische auf den Luftaufenthalt in ihren sonstigen Reflexen verschieden reagieren. Wird z. B. ein Labrus oder ein Serranus (freischwimmende Fischformen) aus dem Wasser in ein wasserleeres Glasgefäß gebracht, so beobachtet man, daß das Tier sofort mit heftigen abnormen Bewegungen sowohl seines Atemapparates (Ausspeireflex) wie seines ganzen Körpers reagiert, und nur dann auf der abnormen Seitenlage ruht, wenn er ermüdet und erschöpft sich nicht weiter bewegen kann. Nach einer kurzen Erholung beginnt aber von neuem die Allgemeinerregung usw. bis schließlich der Tod unter den erwähnten Erstickungserscheinungen eintritt. Ganz anders verhält sich hingegen ein Uranoscopus oder irgend eine andere seßhafte Form; in das wasserleere Gefäß gebracht, liegt er ruhig in seiner normalen Bauchlage und von Abnormem sind zunächst nur Ausspeireflexe (durch die Luft ausgelöst, vgl. oben S. 240) zu beobachten. In der Folgezeit atmet er, freilich langsamer als normalerweise, sonst aber wie gewöhnlich in völliger Ruhe. Allgemeinerregung tritt erst 2—3 Stunden später ein, wenn nämlich die Erstickung weit vorgeschritten ist.

Mit anderen Worten, während für die ersteren Fischformen die Entfernung ihres normalen Mediums auch die materielle Unmöglichkeit, ihre normale Bauchlage trotz der heftigen Bewegungen wieder zu erlangen und zu bewahren, nach sich zieht, gilt dies nicht für die seßhaften Formen, die auch in der Luft dank ihres abgeflachten Bauches und der Lage ihres Schwerpunktes ihre normale Bauchlage ohne jede Anstrengung zu behaupten imstande sind. Für die ersteren repräsentiert der Luftaufenthalt nicht nur einen außergewöhnlichen Reiz für den Atemmechanismus (der Ausspeireflexe auslöst), sondern auch einen außergewöhnlichen und unaufhörlichen Reiz ihrer Lagereflexe. Es kann dann nicht wundernehmen, daß sie durch die vergebens wiederholten reflektorischen Bewegungen, um die abnorme Lage zu korrigieren, erschöpft und ermüdet (Arbeitslähmung) viel rascher zugrunde gehen, als die seßhaften Formen, auf welche der

Luftaufenthalt lediglich als Reiz des Atemzentrums und als Ursache der Erstickung einwirkt.

Wirkt die Luft überhaupt nicht als abnormer Reiz für die Atemzentren, wie dies z. B. beim Aal der Fall zu sein scheint (vgl. oben S. 243), dann muß der Tod durch Lufterstickung noch später eintreten, was wirklich in der Tat bei den Muraenidae zu beobachten ist.

Die bisher besprochenen Erscheinungen, die an Fischen durch O_2-Mangel zu erzielen sind, und welche man in zeitlicher Reihenfolge als Intensitäts- und Frequenzdyspnoe, Erhöhung der Reflexerregbarkeit des Gesamtzentralnervensystems (Allgemeinerregung, welche noch koordinierte Bewegungen bedingt), Bewegungslosigkeit und Anästhesie, schließlich fibrilläre und tetanische Krämpfe der ganzen Körpermuskulatur, zusammenfassen kann, gehören offenbar zu derselben Erscheinungsreihe, die an den höheren Wirbeltieren schon des öfteren Gegenstand von speziellen Untersuchungen gebildet hat, und die man als Erstickungskrämpfe oder Tenner-Kussmaul'sche Krämpfe kennt. Der einzige Unterschied, welcher hinsichtlich dieser Erscheinungen die Fische oder besser die Kaltblüter von den Warmblüter trennt, ist der zeitliche Ablauf der Erscheinungen, während nämlich bei den Warmblütern die Erstickungserscheinungen nach Behinderung der Luftatmung innerhalb weniger Minuten sich entwickeln und rasch ihren Höhepunkt (allgemeine Erregung und tetanische Krämpfe) bis zum Exitus erreichen, entfalten sie sich bei den Fischen, wie wir gesehen haben, und überhaupt bei den Kaltblütern (wie z. B. am Frosche) verhältnismäßig sehr langsam, so daß man dieselben bei diesen Tieren bequem verfolgen und in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien analysieren kann. Dieser Unterschied ist jedoch kein wesentlicher, da man ihm sonst auch bei allen übrigen Funktionen dieser Tiere begegnet, und er vielleicht der niederen Temperatur, unter welcher die chemischen Lebensprozesse der Kaltblüter erfolgen, seinen Ursprung verdankt.

Wir finden also in diesen Erscheinungen eine allgemeine Eigenschaft des Zentralnervensystems, welche nicht nur den verschiedenen Fischarten, sondern der ganzen Klasse der Wirbeltiere gemeinsam ist.

Es war nicht meine Absicht, besondere Untersuchungen anzustellen zur Lösung der so viel erörterten Frage, von welchem Moment nämlich die Erstickungserscheinungen in letzter Instanz bedingt

seien, ob vom O_2-Mangel oder aber von der CO_2-Anhäufung. Die zahlreichen neueren experimentellen Beiträge zur Lösung dieser Frage führen alle zur Annahme, daß dabei dem Sauerstoffmangel das Hauptgewicht beizumessen ist. Es würden sich wenig oxydierte Produkte im Blute oder in den Geweben anhäufen, die die Erhöhung der Erregbarkeit der Atemzentren bewirken.[1] Der Kohlensäure wäre lediglich eine narkotische Wirkung zuzuschreiben. Im Einklang mit dieser Annahme würden auch die Ergebnisse der oben mitgeteilten Erstickungsversuche stehen; denn wir sahen, daß von den zwei Fischen, welche in gleiche Wassermengen enthaltenden Gefäßen ohne Durchlüftung gehalten waren, ausnahmslos der Fisch zuerst die Erstickungserscheinungen zeigte, der sich in sauerstoffarmem Seewasser befand.

Mit dieser Deutung übereinstimmende Resultate erzielte übrigens WESTERLUND,[2] der neuerdings an Carassius vulgaris (Süßwasserfisch) u. a. eingehende Untersuchungen zur Lösung dieser Frage anstellte.

Besondere Untersuchungen wurden dagegen von mir an verschiedenen Fischen ausgeführt, um experimentell festzustellen, welche von den oben besprochenen Erstickungsstörungen des Zentralnervensystems durch nachträgliche Sauerstoffzufuhr rückgängig waren. Hierzu wurden verschiedene Fische, die sich in verschiedenen Erstickungsperioden befanden, in normales sauerstoffhaltiges Seewasser gebracht; bei denjenigen Fischen, bei denen schon Atemstillstand (dritte Periode) eingetreten war, wurde künstliche Atmung angestellt, die darin bestand, mit den Händen den ganzen Atemapparat (Kiemendeckel, Branchiostega, Maul) rhythmisch zu verengern bzw. zu erweitern derart, daß das Wasser, wie bei den spontanen Atembewegungen, rhythmisch durch die Kiemenhöhle floß.

Aus diesen Versuchen ergab sich, daß nur die zwei ersten Erstickungsperioden rückgängige Störungen des Zentralnervensystems darstellen; wenn Atemstillstand und Bewegungslosigkeit

[1]) Vgl. diesbezüglich u. a. die vor kurzem erschienene Abhandlung H. WINTERSTEIN's, Über den Mechanismus der Gewebsatmung. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. VI, 1906.

[2]) WESTERLUND, Studien über die Atembewegungen der Karausche mit besonderer Rücksicht auf den verschiedenen Gasgehalt des Atemwassers. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 18, 1896, S. 263.

bei völligem Ausbleiben der Reflextätigkeit eingetreten, kann das Tier trotz der anhaltendsten künstlichen Atmung nicht mehr ins Leben zurück gerufen werden. Unter diesen Umständen ist aber die wichtige Tatsache zu beobachten, daß, solange künstliche Atmung andauerte, die tetanischen Krämpfe (vierte Periode) der gesamten Körpermuskulatur verhindert wurden, sie traten dann einige Zeit später ein, nachdem die künstliche Atmung aufhörte. Nicht zu vergessen ist dabei, daß das Herz noch pulsiert und die Blutzirkulation infolgedessen noch vorhanden ist. Demnach ist zu schließen, daß die tiefgreifenden Störungen, welche das Einstellen der Tätigkeit der afferenten (Koordinations-) Mechanismen des Zentralnervensystems erzeugen, sobald sie eingetreten sind, nicht mehr rückgängig sind. Dagegen werden durch nachträgliche Sauerstoffzufuhr (künstliche Atmung) die motorischen Zentralmechanismen beliebig lange Zeit noch am Leben erhalten, zu einer Zeit, wenn die Koordinationsmechanismen unwiderruflich zugrunde gingen. Dies stellt wiederum einen neuen experimentellen Beweis zugunsten der Lehre der physiologischen Differenzierung zweier verschiedener Mechanismen des Zentralnervensystems dar, wie ich sie seit langer Zeit auf Grund verschiedener Untersuchungen aufgestellt habe.[1]

Fanden nun auch die tetanischen Krämpfe der Körpermuskulatur statt, so konnte man durch nachträgliche künstliche Sauerstoffzufuhr keinerlei Tätigkeit des Zentralnervensystems mehr erzielen. Ich konnte nur eine Verlängerung des Überlebens des Herzens und der peripheren Gebilde (Muskeln) dadurch erreichen.

Daß die Fische ebenso wie alle Wirbeltiere imstande sind, Wärmedyspnoe und Sauerstoffmangeldyspnoe in hervorragendem Maße zu zeigen, kann nach dem Gesagten überhaupt nicht bezweifelt werden. Wie kann man nun die schon öfters erwähnten und zu einem entgegengesetzten Schluß führenden experimentellen Angaben Willem's und Schönlein's und Bethe's mit dieser Schlußfolgerung vereinigen? Die Fehlerquelle, die diese Forscher in ihren Untersuchungen begangen haben, und durch welche sie nach meiner Meinung irregeleitet wurden, ergibt sich klar aus einer genauen Prüfung der Versuchsbedingungen, unter denen sie ihre diesbezüglichen Untersuchungen ausführten. Als Versuchsfische wählten sie vermutlich frisch gefangene ausgewachsene Selachier, und zwar vor allem Torpedo und Scyllium, die sie aus dem Wasser

[1]) Vgl. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion. Wiesbaden 1907.



in die Luft brachten. Sie ließen dann mittels einer in das eine Spritzloch des Tieres eingeführten Kanüle einen kontinuierlichen Seewasserstrom durch die Atemhöhlen durchfließen, (also eine Art künstlicher Atmung). Das Tier reagierte nun auf diesen Wasserstrom mit echten Atembewegungen, deren Zahl und Umfang mit der zugeführten Wassermenge sich änderten usw. Wurde nun an Stelle des gewöhnlichen lufthaltigen Seewassers ausgekochtes, d. h. luftfreies Seewasser hierzu verwendet, so beobachteten die Verf., daß die Atemzyklen und die Herzschläge hierbei gar keine Zahl- und Umfangveränderungen wenigstens innerhalb der ersten 20 Minuten erfuhren. Daraus der Schluß, daß die Fische keine Sauerstoffmangeldyspnoe zeigen.

Abgesehen davon, daß die Verf. in ihrer Abhandlung an anderen Stellen eine solche Dyspnoe implizite annehmen, besonders da, wo sie von asphyktischen Bewegungen sprechen (S. 518—519), sind sonst mehrere schwerwiegende Einwände gegen die obige Schlußfolgerung zu erheben. Erstens könnten die Tiere schon vor dem Versuch mit O_2-freiem Wasser dyspnoisch sein, denn es fehlte bei den angegebenen Untersuchungsbedingungen gerade nicht an Dyspnoeursachen: Fesselung des Tieres, Aufenthalt in der Luft, ev. der Umstand, daß die Tiere sofort nach dem Fange zu den Versuchen gelangten, die ganz abnorme Art der sog. künstlichen Atmung und schließlich operative Eingriffe. Im Laufe vorliegender Abhandlung haben wir denn oft Gelegenheit gehabt, ausdrücklich zu betonen, daß alle diese künstlichen Eingriffe ebensoviele Dyspnoeursachen für die Fische darstellen. In der Annahme, daß die von Willem und Schönlein in ihren Versuchen verwendeten Fische von Anfang an dyspnoisch waren, sind wir bestärkt durch die von denselben angeführte Angabe bezüglich der Zahl der Atemzyklen, die oft 60 pro Minute betrug, was bei der Jahreszeit, in der sie ihre Versuche anstellten, (Herbst und Winter), und bei den hierzu verwendeten mittelgroßen Tierexemplaren einer nicht geringen Frequenzdyspnoe entspricht (vgl. Tabelle S. 249). Waren nun die Tiere aus den angegebenen Gründen schon vom Versuchsbeginn an dyspnoisch, so ist es selbstverständlich, daß sie durch O_2-Mangel keine Änderung mehr in der Zahl und dem Umfang der Atembewegungen zeigen konnten. Auch Westerlund[1]) meint in seiner Abhandlung, daß die von Schönlein und Willem verwendeten Tiere aller Wahrscheinlichkeit nach schon von Anfang an dyspnoisch waren.

---

[1]) a. a. O.

Es ist aber noch ein anderer nicht weniger schwerwiegender Einwand gegen die Deutung der Versuchsergebnisse dieser Forscher zu erheben und das ist, daß sehr oft die Tiere gar nicht unter normalen Gesundheitsbedingungen zum Experiment gelangten; durch vorherige Eingriffe (darunter der Fang, den man dabei nicht zu unterschätzen hat und die Operation) waren sie schon matt und ermüdet, und dann kann es nicht überraschen, daß sie durch Verblutung zugrunde gingen, ohne heftige Erstickungskrämpfe zu zeigen (S. 540).[1])

Gleiche Einwendungen gelten auch für die Untersuchungen, welche BETHE unter Anwendung derselben Methoden anstellte.

Somit können wir also mit Sicherheit schließen, daß auch die Atemzentren der Fische unter der Einwirkung von Sauerstoffmangel bzw. von Wärmeerhöhung in der Umgebung wesentlich gleiche Erregungserscheinungen (Intensitäts- und Frequenzdyspnoe, bis Erstickungskrämpfe) zu vermitteln vermögen, wie die Atemzentren der übrigen Landwirbeltiere. Es ist mithin eine allgemeine Eigenschaft des Zentralnervensystems[2]) aller Wirbeltiere, daß es mit Erregbarkeitssteigerung (d. h. abnormer Erregung, auf die naturgemäß Arbeitslähmung, d. h. Ermüdung und Erschöpfung folgen) auf Sauerstoffmangel bzw. Wärmeerhöhung reagiert. Im folgenden Kapitel werden wir aber des Genaueren auf diese allgemeingültigen Schlußfolgerungen zurückkommen.

VIII. Zusammenfassung der gesamten Ergebnisse und allgemeine Schlußbetrachtungen.

Im vorhergehenden ersten Teil dieser Abhandlung haben wir einen für die Fische recht zweckmäßigen und bei den besonderen biologischen Verhältnisse dieser Wasseratmer sehr geeigneten Atem-

[1]) Diesem Einwand wurde übrigens von SCHÖNLEIN Rechnung getragen, als er schrieb: „Wir haben diese Versuche bis jetzt nur an Tieren gemacht, welche schon lange auf dem Experimentiertisch lagen; es bleibt daher immerhin zweifelhaft, ob die Nervenzentren noch im Vollbesitz ihrer Erregbarkeit gewesen sind.“

[2]) Nach den neueren Untersuchungen H. WINTERSTEIN's und H. GEINITZ's (Pflüger's Arch., Bd. 115, 1906, S. 273) an Fröschen angestellt, würde die Wärmedyspnoe bloß von der Med. oblongata (wahrscheinlich vom Atemzentrum) ausgelöst.

mechanismus in seinen Einzelheiten kennen gelernt. Alle vorhandenen Verrichtungen und alle rhythmisch in Tätigkeit tretenden koordinierten Muskelkräfte bewirken in der Tat eine unter normalen Umständen vollständige Erneuerung des Atemwassers in den Atemhöhlen, die für den respiratorischen äußeren Gaswechsel unbedingt notwendig ist.

In dieser Hinsicht fanden wir ganz spezielle Verhältnisse, die nur für diese durch Kiemen atmenden Wirbeltiere gelten und infolgedessen keinen Anhaltspunkt für eine Vergleichung oder Annäherung zu den bei den luftatmenden übrigen Wirbeltieren vorhandenen Atemmechanismen bieten.

Ferner sahen wir, daß die Atemmechanik der verschiedenen Fische, obwohl sie im allgemeinen einem einheitlichen Bau und Funktionsplan bei allen Fischen entspricht, dennoch in manchen Einzelheiten (Hervortreten eines besonderen Abschnittes des Gesamtatemapparates, besondere Lage des äußeren Kiemenhöhlenausganges, Vorhandensein der Spritzlöcher usw., vgl. S. 226) verschiedene Variationen (Atemtypen) aufweist, die in einen gewissen Zusammenhang mit den wechselnden biologischen Verhältnissen der verschiedenen Fische (nektonische oder benthonische Formen usw.) gebracht werden können. Zur Vermeidung unnützer Wiederholungen verweisen wir wegen der Besprechung dieser von mir festgestellten verschiedenen Atemtypen und ihrer Beziehungen zu den biologischen Verhältnissen der verschiedenen Fische auf Abschnitt V dieser Abhandlung (S. 217 f).

Sehen wir nun von diesen sekundären Abweichungen ab, so können wir die funktionelle Einheitlichkeit des Atemmechanismus aller Fische (Knorpel- und Knochenfische), d. h. die Grundform, auf welche sämtliche Atemtypen der verschiedenen Fischarten sich zurückführen lassen, klar und ungezwungen erkennen. Die Merkmale dieser Grundform stehen, wie oben angedeutet, in direkter Beziehung zu der Natur des Milieus (Wasser), mit dem diese Tiere in kontinuierlichem respiratorischem Gaswechsel stehen.

So finden wir bei allen, daß die rhythmischen Atembewegungen wesentlich einen rhythmischen Wasserstrom erzeugen, der vom vorderen Kopfabschnitt (Maulöffnung oder Spritzlöcher) durch die Mund- und Kiemenhöhlen, wo der respiratorische Gasaustausch erfolgt, nach den äußeren Kiemenausgängen fließt.

Damit nun diese Atemtätigkeit — wir betrachten hier, sowie in der ganzen vorliegenden Abhandlung lediglich die Atembewegungen — ungestört vonstatten geht, existieren einige durch Reflexmechanismen vermittelte Beziehungen der Wasserumgebung (Milieu)

zu den Atemzentren. In der Tat sahen wir, daß die Entfernung des Atemwassers sofort mehr oder minder langdauernde Sistierung der Atembewegungen zur Folge hat, während hingegen, soweit es sich wenigstens um Knochenfische handelte, jede wie auch geartete Flüssigkeit (destilliertes Wasser, verschiedene Wasserlösungen: Süßwasser, Milch, defibriniertes Blut) den Atemrhythmus zu unterhalten vermag. Andererseits sahen wir, daß jeder wie auch geartete Fremdkörper, d. h. jeder Körper, welcher nicht die Natur dieser angegebenen Flüssigkeiten aufweist, in Berührung mit den Schleimhäuten der Atemhöhlen gelangt, geeignete koordinierte Abwehrbewegungen des Atemapparates auslöst, durch welche die Reizursache entfernt wird (Ausspeireflexe). Merkwürdigerweise gehört zu der Reihe dieser Fremdkörper auch die Luft, welche, wie wir es eingehend besprochen haben, dieselben Ausspeireflexe hervorruft, wie jeder andere feste Fremdkörper (Sandkörner, Schleimflocken usw.). Es ist also besonders zu erwähnen, daß die Luft für die Atemwerkzeuge der Fische ebenfalls einen Fremdkörper darstellt.

Mit der Besprechung dieser Erscheinungen, d. h. der Beziehungen der Umgebung zu den Atemzentren der Fische gelangten wir zu dem zweiten Teil dieser Abhandlung, der der Erörterung allgemeiner Eigenschaften des Atemmechanismus der Fische gewidmet ist. In der Tat sahen wir, daß die eben erwähnten Eigenschaften der nervösen Atemvorrichtungen bei allen Fischen nachweisbar sind.

Noch allgemeinere Eigenschaften der Atemzentren, weil sie nicht nur, wie es für die bisher betrachteten der Fall war, bei allen Fischen, sondern bei allen wasser- und luftatmenden Wirbeltieren zur Geltung kommen, haben wir ferner in den Dyspnoeerscheinungen durch Wärmeerhöhung oder durch Sauerstoffmangel, sowie in den Erstickungskrämpfen der Fische kennen gelernt. Diese Phänomena stehen also gar nicht in Zusammenhang mit gewissen speziellen Bedingungen oder Merkmalen des Atemmechanismus einiger Tiere, sie stellen vielmehr den peripheren Ausdruck von allgemeinen und wesentlichen tiefgehenden Veränderungen in den Lebensprozessen des Zentralnervensystems (Atemzentren?) dar, welche wesentlich in einer erhöhten Erregbarkeit bestehen, auf welche bei dauernder Einwirkung Lähmung folgt.

Können wir nun aus den oben mitgeteilten Beobachtungen und Auslegungen etwas folgern, was zur Lösung der allgemeinen Frage nach dem letzten Ursprung der nervösen Atemtätigkeit beitragen würde? Wenn wir in den eben erwähnten Dyspnoeerscheinungen

der Fische ganz allgemeine, auf alle Wirbeltiere sich erstreckende Eigenschaften der Atemzentren kennen gelernt haben, so leuchtet ein, daß bei dem Studium über das Wesen der nervösen Atemtätigkeit der Fische die Möglichkeit geboten ist, daß die hier festgestellten Tatsachen sich allgemeingültig für die Atemzentren aller Wirbeltiere erweisen würden. So würden die speziellen Untersuchungen über die Natur der nervösen Atemtätigkeit dieser Wirbeltiergruppe wiederum eine allgemeine Bedeutung gewinnen, und zwar nicht ohne Aussicht auf Erfolg, da es von vornherein nicht ausgeschlossen ist, daß bei diesen Kaltblütern günstigere äußere Verhältnisse für die Behandlung der Frage nach dem letzten Wesen der Atembewegungen dargeboten werden, wie bei den übrigen bisher untersuchten höheren Wirbeltieren, welche geradezu unüberwindliche praktische Schwierigkeiten zur experimentellen Analyse der verwickelten elementaren Vorgänge, die der nervösen Atemfunktion zugrunde liegen, bislang geboten haben.

Sehen wir nun zu, was uns die festgestellten Versuchsergebnisse an den Atembewegungen der Fische zu folgern gestatten über diese Frage, ob nämlich die Atembewegungen reflektorisch, wie alle sonstigen Bewegungskomplexe der Skelettmuskeln des Tierkörpers, oder aber automatisch durch die Atemzentren vermittelt werden.

Indessen gibt es in der Physiologie zwei verschiedene Auffassungsarten der Automatie der Atemzentren. Für die einen würden die Atemzentren durch eine besondere Reihe von Reizen in rhythmische Tätigkeit versetzt, durch die sog. inneren Reize, die zum Unterschiede der gewöhnlichen wirksamen Reize nicht durch die Nervenbahnen zu den Zentren hin laufen, sie werden von der schwankenden chemischen Zusammensetzung des Blutes und der Gewebsflüssigkeit, die mit den Zentren in direkter Beziehung stehen, dargestellt. Nach einigen älteren Physiologen würden dabei die Oszillationen in dem Gehalt an O_2 bzw. CO_2, die offenbar in Zusammenhang mit dem respiratorischen Gaswechsel stehen, die Hauptrolle spielen.

Diese Annahme kann nun auf Grund mancher anderweitiger und darunter einiger von mir an Fischen erzielten Versuchsergebnisse[1]) als endgültig widerlegt betrachtet werden. Man kann nämlich wahre Atembewegungen an entbluteten Tieren beobachten, ich

---

[1]) Baglioni, Über das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 5, 1905.

konnte sie an isolierten Köpfen von Scyllium noch lange Zeit (mehrere Stunden) nach der Köpfung wahrnehmen, besonders wenn das Kopfmark freigelegt und in einer O_2-Atmosphäre gehalten wurde. Damit wird aber dem Gasgehalt des Blutes oder der inneren Umgebung der Atemzentren jede Bedeutung in bezug auf die Tätigkeit dieser Zentralorgane gar nicht in Abrede gestellt, wir sahen denn experimentell, daß O_2-Mangel bestimmte Änderungen in der Atemtätigkeit bedingt, Änderungen, die zunächst als erhöhte Tätigkeit (Dyspnoe) zum Ausdruck kommen. Sauerstoffmangel, sei es direkt, sei es indirekt, d. h. durch Bildung von nicht oxydierten Stoffwechselprodukten, kann ja den Erregbarkeitszustand der Atemzentren modifizieren, und zwar nach Art von Giften, wie z. B. Strychnin. Dies bedeutet aber nicht etwa, daß Sauerstoffmangel oder im allgemeinen irgendwelche Variationen in der chemischen Zusammensetzung des Blutes koordinierte Bewegungen (d. h. bestimmte, ihrer Art nach genau abgestufte Impulse oder Entladungen) auszulösen vermögen, wie dies auch Strychnin allein nicht tut, das nicht einmal zu unkoordinierten Impulsen führt, wie sie bei den tetanischen Strychninanfällen zustande kommen. Es sind vielmehr bestimmte periphere Reize, die auf dem gewohnten und ausschließlichen Wege der Nervenbahnen zu den Zentren hin laufen, unbedingt notwendig.[1])

Die zweite Auffassungsart der Automatie der Atemzentren besteht in der Annahme, daß die Impulse durch von selbst auftretende rhythmische bzw. irreguläre Schwankungen des Stoffwechsels der automatischen Zellen entstehen (Luciani u. a.). Damit würde man den Atemzentren eine ganz besondere Eigenschaft zusprechen, die dieselben von den übrigen Zentren wesentlich und scharf trennt, da heutzutage wohl als völlig erwiesen die Lehre zu betrachten ist, daß sonst jede Tätigkeit des Zentralnervensystems durch Einwirkung adäquater peripherischer, entweder eben vorhandener oder schon dagewesener Reize bedingt wird. Die Frage, ob wir wirklich durch streng wissenschaftliche und stichhaltige Versuchsergebnisse zu dieser Annahme gezwungen sind, habe ich in meiner zitierten zusammenfassenden Abhandlung zur Analyse der Reflexfunktion erörtert. Dabei glaubte ich zum Schluß zu kommen, daß tatsächlich zwingende Argumente dazu bisher noch nicht erbracht sind und daß man vielmehr auch die nervöse Atemtätigkeit als reflektorisch vermittelte, besonders durch die adäquaten

[1]) Vgl. diesbezüglich auch meine oft zitierte Zusammenstellung der Reflexe.



afferenten Reize der sich kontrahierenden Atemmuskeln, zu betrachten hat.

Sehen wir nun zu, was auf Grund vorliegender Untersuchungen diesbezüglich hinzuzufügen ist.

Von einer ungemein großen Bedeutung wäre zunächst in dieser Hinsicht der Atemstillstand, der bei den Fischen nach Entfernung ihres normalen Milieu, des Wassers, zu beobachten ist, wenn derselbe ein dauernder und endgültiger wäre. Dann hätte man die Frage ohne weiteres entschieden, und zwar zugunsten der Lehre der Reflexnatur der Atembewegungen; die Tätigkeit der Atemzentren wäre mit dem peripherischen adäquaten Wasserreize untrennbar verknüpft, wie dies ja Willem und Schönlein und in einem noch mehr ausgesprochenen Maße A. Bethe annahmen. In Wirklichkeit haben wir aber gesehen, daß der nach Entfernung des Wassers zu beobachtende Atemstillstand kein dauernder ist, und daß derselbe vielmehr als eine durch die Lufteinwirkung erzeugte reflektorische Hemmung der Atembewegungen aufzufassen ist.

Auch der Kokainversuch von Bethe, welcher nach Kokainisierung der Mund- und Kiemenhöhlenschleimhäute eine Sistierung der Atembewegungen beobachtete, kann nicht mehr auf Grund neuerer Untersuchungen, besonders derjenigen Westerlund's (l. c.) als ein Argument zugunsten der Reflextheorie angeführt werden, denn die dabei beobachtete Sistierung der Atembewegungen beruht nicht auf der Ausschaltung der peripheren Reize, wie Bethe glaubte, sondern auf der durch das resorbierte Gift erzeugten Lähmung der Atemzentren. Westerlund sah nämlich die Atembewegungen nach Kokainisierung der Schleimhäute bei denjenigen Fischen fortdauern, denen er zuvor die Resorption des Giftes durch Herzexstirpation unmöglich machte.

Wir wären also scheinbar dadurch per exclusionem gezwungen, die Automatie anzunehmen, wie ja dies Ishihara (l. c.) aus seinen Untersuchungen schließt.

Und dennoch bleibt uns noch ein Weg offen, der uns zur Lehre der Reflexnatur direkt führt, und den man durch die bisher betrachteten Tatsachen gar nicht ausgeschlossen hat. Ich meine die von mir zuerst bezüglich der Atemtätigkeit der Warmblüter (Kaninchen) hervorgehobene Möglichkeit, daß die durch die Kontraktion einer Atemmuskelgruppe, z. B. der Inspirationsmuskeln erzeugten peripherischen Reizungen ihrer afferenten Nerven reflektorisch die Kontraktion der antagonistischen Atemmuskeln, im angegebenen

Beispiel also der Exspirationsmuskeln, und umgekehrt bewirken usw. Mit anderen Worten daß es sich um eine Art von Selbststeuerung der Atmung nach dem von Hering und Breuer für den Lungenvagus angenommenen Typus handele, mit dem Unterschied, daß sie hier von den sensiblen Atemmuskelnerven und nicht bloß von den sensiblen Nerven der Atemoberfläche unterhalten und geregelt werde. Ich habe diese Annahme für den Fall der lungenatmenden Tiere weiter entwickelt und durch experimentelle Beweise zu stützen gesucht.

Es steht offenbar nichts im Wege, dieselbe Annahme auch für den Fall der Fischatmung zu machen. Dann wäre es begreiflich, ohne die Automatie annehmen zu müssen, daß diese Tiere außerhalb des Wassers früher oder später nach Verschwinden der durch die Luft ausgelösten reflektorischen Hemmung wahre Atembewegungen wieder auszuführen beginnen und weiter fortsetzen, bis die durch den dabei nicht vermeidlichen O_2-Mangel verursachten Störungen der Zentraltätigkeit zutage treten. Denn auch in der Luft weisen die Wände der Atemhöhlen und mithin die Atemmuskeln in jedem Augenblicke eine bestimmte Lage, bzw. einen bestimmten Kontraktions- oder Expansionszustand auf, welche der angegebenen Lehre zufolge durch die dadurch erzeugten peripherischen Reize das Auftreten der nächsten Atemphase reflektorisch auslösen, und umgekehrt.

Direkte experimentelle Beweise zur Stütze dieser Lehre kann man indessen bei den eigentümlichen Verhältnissen des Atemapparates der Fische kaum erzielen, vor allem deswegen, weil hier alle Abschnitte des Gesamtatemapparates räumlich dicht nebeneinander liegen und miteinander eng verbunden sind, so daß jedes Experimentieren an dem einen Abschnitt unmittelbar auf alle anderen einwirkt; es sind hier nicht die speziellen Bedingungen des Kaninchens verwirklicht, an dem ich durch künstliche Reizung des Zwerchfells bestimmte Bewegungen der Nasenflügel beobachtete, die nur auf reflektorischem Wege vermittelt waren.

Einen indirekten experimentellen Beweis zur Stütze dieser reflektorischen Atemlehre glaube ich jedoch in einigen Besonderheiten des oben eingehend beschriebenen „Ausspeireflexes“ der Fische erblicken zu dürfen. Wir sahen, daß dieser Reflex einen abnormen, durch einen in Berührung mit der Mundschleimhaut gelangten Fremdkörper reflektorisch ausgelösten Bewegungenkomplex des Gesamtapparates darstellt, welcher aus verschiedenen, zeitlich aufeinanderfolgenden Bewegungen besteht. Im wesentlichen handelt

es sich jedoch immer um einen Bewegungskomplex, der den Fremdkörper aus dem Inneren der Mundhöhle durch die Maulöffnung wegzuschaffen sucht; es wäre also bloß eine starke Exspiration bei geöffnetem Maul notwendig. In der Tat sahen wir aber, daß die erste Reaktion (nach einer meist ganz kurzdauernden reflektorischen Hemmung der Atmung), mit welcher der Fisch auf die Reizung des Fremdkörpers antwortet, eine aktive starke Erweiterung der Atemhöhlen, d. h. eine übertriebene Inspiration ist, auf welche die rasche und heftige Verengerung bei geöffnetem Maul (Exspiration) folgt (vgl. S. 239). Es wäre, als ob zum Zustandekommen eines heftigen Exspirationsaktes der Reiz des Fremdkörpers nicht ausreichte, und dazu noch die adäquaten peripherischen Reize eines übertriebenen Inspirationsaktes notwendig wären.

Ganz ähnliche Verhältnisse liegen übrigens vor auch in den dem Ausspeirefiexe der Fische homologen Abwehrbewegungen des Atemapparates der Warmblüter (Husten, Niesen), bei denen ebenfalls dem heftigen Exspirationsakt, welcher den reizenden Fremdkörper wegschafft, ein meist verstärkter Inspirationsakt vorangeht, der manchmal sogar unangenehme Folgen hat, indem dadurch der wegzuschaffende Fremdkörper noch tiefer in das Bronchiengebiet gerückt wird.[1])

Ehe ich die Behandlung des Gegenstandes abschließe, möchte ich eine zum Teil hierher gehörende Beobachtung nicht unerwähnt lassen. Sie bezieht sich auf die sog. fötale Apnoe, die man auch an einer bestimmten Gruppe von Fischen (an den lebendiggebärenden Selachiern, z. B. Torpedo) untersuchen kann. Es gelang mir wegen der für diese Untersuchungen ungünstigen Jahreszeit nicht, systematische Untersuchungen diesbezüglich anzustellen. Ich sah nur gelegentlich, daß die ausgewachsenen Embryonen einer für andere Zwecke operierten trächtigen Torpedo wahre Atembewegungen, noch in der Uterushöhle eingeschlossen und in der Uterusflüssigkeit herumschwimmend, vollführten. Es scheint also, daß diese Tiere keine fötale Apnoe aufweisen. Es wäre wirklich wünschenswert, durch systematische Untersuchungen sowohl an den erwähnten lebendig gebärenden Selachiern, wie an denjenigen, deren Embryonen in Eiern sich entwickeln, den Zeitpunkt und die Bedingungen des

[1]) Ein teleologischer Einwand, den man gegen diese Deutung erheben könnte, wäre folgendes. Damit der Exspirationsakt in diesen Fällen in seinen mechanischen Folgen am wirksamsten sei, ist es notwendig, daß ein möglichst starker Inspirationsakt vorangeht, so daß der wegjagende Luftstrom am größten und heftigsten ist.

Auftretens des ersten Atemzuges festzustellen, was ich mir von späteren Untersuchungen verspreche.

IX. Sätze.

A. Spezieller Teil.

1. Die Atemmechanik der Fische stellt, in ihrer Gesamtheit betrachtet, einen besonderen und für diese wasseratmenden Tiere recht zweckmäßigen Komplex von Muskelbewegungen und Vorrichtungen dar, welche eine vollständige respiratorische Wassererneuerung bewirken, die keinerlei Ähnlichkeit mit der Lufterneuerung der übrigen mit Lungen versehenen Wirbeltiere darbietet (vgl. S. 217 f.).

2. Diese wesentliche Verschiedenheit läßt sich deutlich in den Atemkurven erkennen, besonders in den Kurven derjenigen Abschnitte des Gesamtatemapparates, die die Erneuerung des Atemwassers direkt bewirken, d. h. des Operkular- und Branchiostegalapparates der Knochenfische oder der entsprechenden Seitenwände der Knorpelfische. Hier sieht man, daß die Exspirationsphase kurzdauernd und dementsprechend steil ist, in einem ununterbrochenen Zuge ablaufend, während die Inspirationsphase länger dauernd ist und in zwei Züge zerfällt, von denen der erste, sofort nach dem vorangehenden Exspirationsakte einsetzend, rasch und steil sich vollzieht, der zweite hingegen langsamer und flacher vonstatten geht (vgl. S. 218 f.).

3. Der Atemmechanismus der verschiedenen Fischarten stimmt nicht in allen Einzelheiten überein; es lassen sich vielmehr verschiedene Variationen (Atemtypen) unterscheiden. Zunächst unterscheidet sich wegen einiger Besonderheiten in den Atemwerkzeugen der Atemmechanismus der Knorpelfische von jenem der Knochenfische. Sodann kann man drei verschiedene Atemtypen bei den Teleostiern unterscheiden (vgl. S. 203 f.).

4. Diese Variationen (Atemtypen) können mit besonderen biologischen Verhältnissen der verschiedenen Fischarten in Zusammenhang gebracht werden (vgl. S. 219 f.).

B. Allgemeiner Teil.

5. Der normale Ablauf der nervösen Atemtätigkeit (Eupnoe) aller Fische kann durch abnorme reflektorische Erscheinungen be-

einflußt (unterbrochen oder verändert) werden, die durch bestimmte peripherische Reize ausgelöst werden. Unter diesen Reflexen verdienen besonders die folgenden erwähnt zu werden:

a) Reflektorische Hemmung der Atembewegungen, die durch Entfernung des normalen Milieus (Wasser) hervorgerufen wird (vgl. S. 229 f.).

b) Reflektorische Abwehrbewegungen des Atemapparates, die durch Reizwirkung eines Fremdkörpers (Sandkörner, Schleimflocken, Luft) auf die Mundschleimhaut ausgelöst werden (sog. „Ausspeireflexe“) (vgl. S. 237 f.).

6. Erhöhung der Temperatur und Sauerstoffmangel erzeugen wahre Dyspnoeerscheinungen, indem sie direkt auf den Stoff- und Energiewechsel der Atemzentren einwirken, deren Erregbarkeitszustand ändernd. Bei fortdauerndem O_2-Mangel ist sowohl Periodenbildung in den Atemzyklen (sog. Cheyne-Stokes'sche Atmung) wie schließlich Erstickungskrämpfe zu beobachten (vgl. S. 245 f.).

7. Im Gegensatz zu den Erscheinungen des speziellen Teiles (A.) haben alle diese Erscheinungen des allgemeinen Teiles (B.) ihr Analogon in den Eigenschaften der nervösen Atemtätigkeit der übrigen, luftatmenden Wirbeltiere (vgl. S. 269 f.).

Text zu den Kurventafeln (Tafel 4—9).

Alle Kurven sind von rechts nach links zu lesen. Das Zeitsignal gibt Sekunden an. Der aufsteigende Schenkel jeder Kurve entspricht der Exspirationsphase (Adduktion: Verengerung der Mund- bzw. Kiemenhöhle); der absteigende Schenkel entspricht der Inspirationsphase (Abduktion: Erweiterung der Mund- bzw. Kiemenhöhle). Die normalen Bewegungen wurden durch die Schreibhebelübertragung etwa zehnmal vergrößert (mit Ausnahme von *Lophius piscatorius*).

Die Abszissen, die oberhalb, unterhalb oder inmitten der Schwankungslinie verlaufen, entsprechen der horizontalen Ruhelage des entsprechenden Schreibhebels (vgl. S. 189).

Es sei nochmals bemerkt, daß fast immer die hier verzeichneten Atembewegungen nicht der treue Ausdruck der normalen Atembewegungen (der ruhigen Atmung, Eupnoe) der untersuchten Fische sind, da die Tiere wegen der durch die Fesselung erzeugten starken peripherischen Reize dabei dyspnoisch atmeten (Frequenz- und Intensitätsdyspnoe).

Die Originalkurven wurden bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

Selachier.

Tafel 4, Fig. 1a und 1b.

Scyllium canicula A. 13. Oktober 1906.

Mittelgröße. Starke Dyspnoe. Rückenlage. *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). *B.* Atembewegungen des Randes der Wand des ersten Kiemenspaltes (seitliche Bewegungen). In a sind zwei spontan (Schleimflocken im Maul?) auftretende Ausspeireflexe zu beobachten, in b wurde ein ähnlicher Ausspeireflex an der angegebenen Stelle künstlich (Faden im Maul) hervorgerufen. Während das Maul weit geöffnet wird (*2*, *3*) werden die Wände der Kiemenhöhle stark zusammengepreßt. — Etwa 55 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 2a und 2b.

Scyllium canicula B. 17. Oktober 1906.

Mittelgröße. Seitenlage (auf der linken Seite). *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (seitliche Bewegungen). *B.* Atembewegungen der zwei zusammengenähten Ränder der Wände der zwei ersten Kiemenspalten (vertikale Bewegungen). Bei der normalen Atmung (a) gehen die Atembewegungen des Maules (Unterkiefer) deutlich voran. Die Exspirationsphase ist kürzer als die Inspirationsphase, welche (besonders an den Wänden der Kiemenhöhle deutlich) in zwei Zeitabschnitte erfolgt. In b sind zwei künstlich hervorgerufene (Faden im Maul) Ausspeireflexe zu beobachten. Nach jedem derselben erfolgt ein Zusammenpressen des Unterkiefers. — Etwa 55 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 3.

Squatina angelus. 22. Oktober 1906.

Tier von etwas mehr als 50 cm Länge. Rückenlage. *M.* Unterkiefer. *B.* Atembewegungen des Randes der Wand der ersten Kiemenöffnung (vertikale Bewegungen). Unterkiefer (und Spritzlöcher) bleiben völlig unbeteiligt an den Atembewegungen. — Etwa 80 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 4.

Raja asterias. 21. November 1906.

Mittelgröße. Bauchlage. *M.* Atembewegungen des Unterkiefers. *S.* Atembewegungen des Randes eines Spritzloches. Aufsteigende Schenkel = Inspiration. Absteigende Schenkel = Exspiration. Es sind zwei künstlich hervorgerufene (Fäden im anderen Spritzloch) Spritzreflexe (↓↓) zu beobachten; starke Erweiterung des Maules und des Spritzloches (mit gleichzeitigem starkem Zusammenpressen der Kiemenhöhlenwände). Im allgemeinen sind hier die sonst bei der direkten Beobachtung sehr auffallenden Atembewegungen der Spritzlöcherränder kaum zu erkennen wegen

der Zartheit der Membran und wegen der groben Übertragung. — Etwa 35 Atembewegungen pro Minute.

Teleostier.

Tafel 5, Fig. 5a und 5b.

Serranus cabrilla. 10. Oktober 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *B.* Atembewegungen des Branchiostegalorgans (vertikale Bewegungen). *O.* Atembewegungen des Kiemendeckels (freier Rand, seitliche Bewegungen). *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). Die Atembewegungen des Maules gehen deutlich voran (b), während die des Kiemendeckels und der Branchiostega ziemlich miteinander zusammenfallen (a). Im allgemeinen ist die Exspirationsphase kürzer als die Inspirationsphase, die in zwei Zeitabschnitte zerfällt. — In a etwa 72 und in b etwa 80 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 6.

Corvina nigra. 9. Oktober 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *B.* Atembewegungen des Branchiostegalorgans (vertikale Bewegungen). *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (seitliche Bewegungen). Die Bewegungen des Maules gehen deutlich voran. Die Exspirationsphase ist kürzer als die Inspirationsphase, die in zwei Zeitabschnitten erfolgt. — Etwa 60 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 7a und 7b.

Trigla corax. 8. Oktober 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). *B.* Atembewegungen des Branchiostegalapparates (mittlerer Branchiostegalstrahl, vertikale Bewegungen). Die Bewegungen des Maules gehen voran. Die Exspirationsphase verläuft steiler und kürzer als die Inspirationsphase, die aus zwei verschiedenen Zeitperioden besteht (besonders an der Kurve der Branchiostega deutlich). In b ist ein künstlich hervorgerufener (Faden im Maul) Ausspeireflex zu beobachten; während sich das Maul weit öffnet, wird der Branchiostegalapparat stark zusammengepreßt. — Etwa 45 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 8.

Dactylopterus volitans. 1. Oktober 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). *B.* Atembewegungen des Branchiostegalorgans (mittlere Stelle des mittleren Strahles, vertikale Bewegungen). Die Bewegungen des Maules gehen voran; die Exspirationsphase ist kürzer und steiler als die Inspirationsphase, die (besonders deutlich an der Branchiostega) sich in zwei Zeitabschnitten vollzieht. — Etwa 68 Atembewegungen pro Minute.

Tafel 6, Fig. 9.

Scorpaena scrofa I. 17. September 1906.

Mittlere Größe. Starke Dyspnoe. Rückenlage. *O*. Atembewegungen des Kiemendeckels (mittlere Stelle des freien Randes, seitliche Bewegungen) *M*. Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). Die Bewegungen des Maules gehen deutlich voran. Exspirationsphase kürzer als die Inspirationsphase, die in zwei Zeitabschnitten erfolgt. Es ist ein spontan aufgetretener Ausspeireflex zu beobachten; während sich das Maul weit öffnet, wird der Kiemendeckel stark zusammengepreßt. — Etwa 30 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 10a und 10b.

Scorpaena scrofa II. 2. Oktober 1906.

Mittelgröße. Verhältnismäßig ruhige Atmung (vgl. Fig. 9). Rückenlage. *B*. Atembewegungen des Branchiostegalorgans (mittlere Stelle des mittleren Strahles, vertikale Bewegungen). *O*. Atembewegungen des Kiemendeckels (mittlere Stelle des freien Randes, seitliche Bewegungen). Die Atembewegungen dieser zwei Partien fallen ziemlich genau zusammen. Die Hauptrolle bei den Atembewegungen wird vom Branchiostegalorgan gespielt (das Maul war ebenso wie der Kiemendeckel beinahe bewegungslos, vgl. Fig. 9). In a ist eine künstlich hervorgerufene (durch Berührung mittels eines Stiftes der gegenseitigen Branchiostegalmembran) reflektorische Hemmung der Atembewegungen zu beobachten. — Etwa 25 Atembewegungen pro Minute.

Tafel 7, Fig. 11a und 11b.

Uranoscopus scaber. 21. September 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *O*. Atembewegungen des Kiemendeckels (mittlere Stelle des freien Randes, seitliche Bewegungen). *B*. Atembewegungen des Branchiostegalorgans (mittlere Stelle des mittleren Strahles, vertikale Bewegungen). Die gesamten Atembewegungen werden ausschließlich vom Branchiostegalapparat ausgeführt. Nur in b sind geringfügige Atembewegungen seitens des Operkulums (infolge der eingetretenen Dyspnoe des Tieres) zu erkennen. — Etwa 27—28 Atembewegungen pro Minute.

Fig. 12.

Lophius piscatorius. 22. September 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *M*. Atembegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). *B*. Atembewegungen des Branchiostegalorgans (mittlere Stelle des mittleren Strahles, vertikale Bewegungen). Die Atembewegungen des Maules gehen deutlich voran. Die Exspirationsphase ist kürzer und steiler als die Inspirationsphase, die sich in zwei Zeitabschnitten vollzieht. Vergrößerung der natürlichen Bewegungen = etwa dreimal. — Zirka 8 Bewegungen pro Minute.

Tafel 8, Fig. 13a und 13b.

Conger vulgaris. 31. Oktober 1906.

Mittelgröße. Rückenlage. *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Atembewegungen). *B.* Atembewegungen der mittleren seitlichen Stelle der Kiemenhöhlenwand (seitliche Bewegungen). Die Bewegungen des Maules gehen etwa um einen halben Zyklus voran. In b wird das Wasser aus dem Bassin ausgelassen; es tritt Atemstillstand in inspiratorischer Stellung ein. — Etwa 28 Bewegungen pro Minute.

Tafel 9, Fig. 14a, 14b und 14c.

Balistes capriscus. 3. Oktober 1906.

Tier von 19 cm Länge. Rückenlage. *M.* Atembewegungen des Unterkiefers (vertikale Bewegungen). *B.* Atembewegungen der seitlichen Kiemenhöhlenwand (mittlere Stelle, seitliche Bewegungen). Die Atembewegungen des Maules und der Wand fallen in der Zeit zusammen (a). In b ist ein künstlich hervorgerufener (Faden im Maul) Ausspeireflex zu beobachten, während sich das Maul weiter öffnet, wird die Wand stark zusammengepreßt. In c wurde das Wasser aus dem Bassin herausgelassen; es sind dann wiederholte Ausspeireflexe (durch die Luft im Maul ausgelöst) zu beobachten, die voneinander durch Perioden von Atemstillstand (in exspiratorischer Stellung) getrennt sind. — Etwa 75 Atembewegungen pro Minute.

Außerdem wurden die Atembewegungen der folgenden Fische verzeichnet: Scorpaena porcus, Crenilabrus pavo, Serranus scriba, Trachinus draco und Labrus festivus.

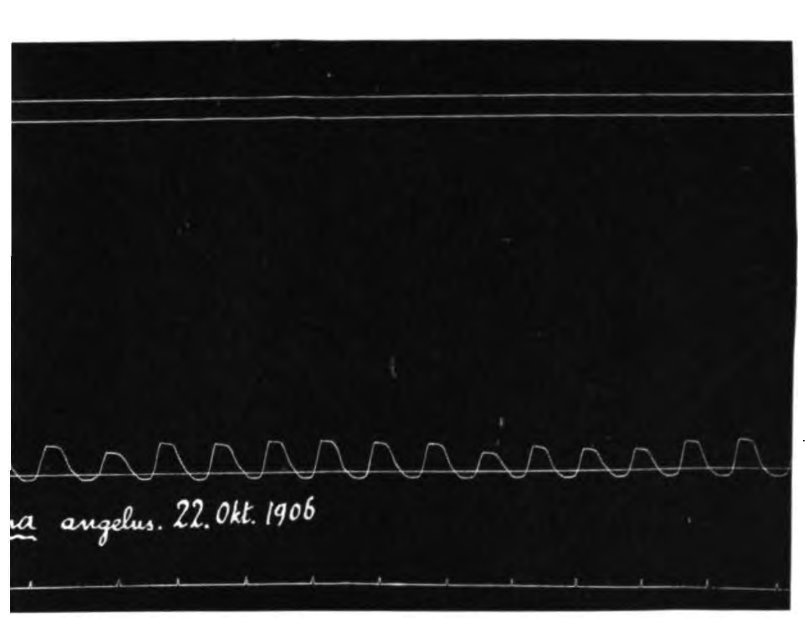


Fig. 3.

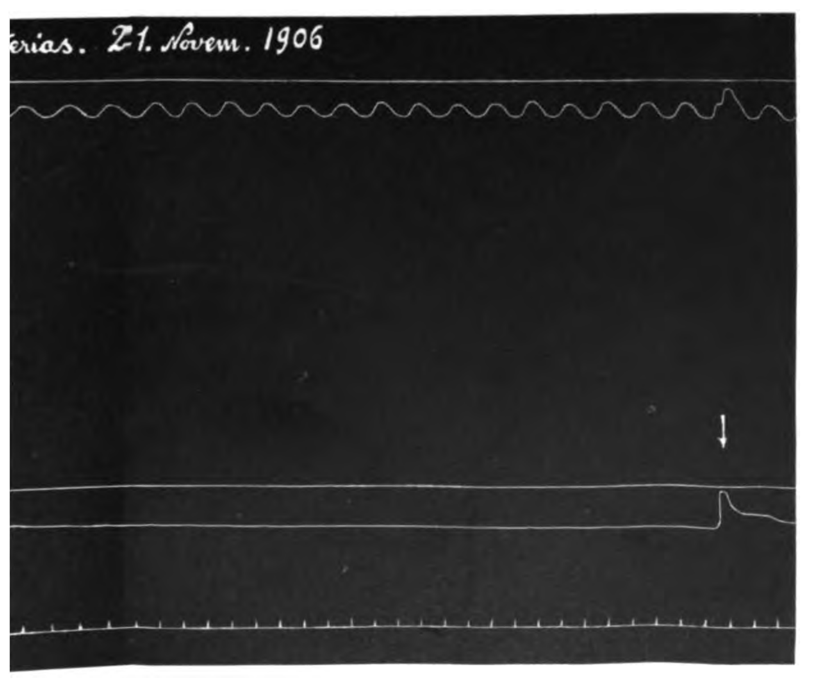


Fig. 4.

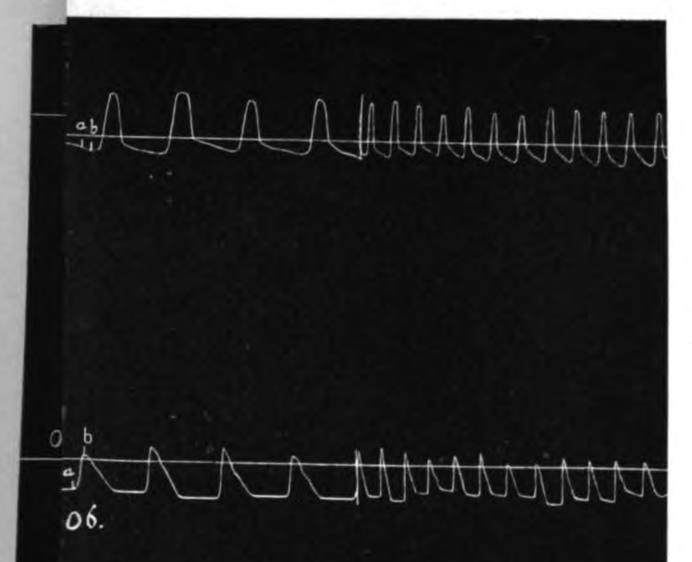


Fig. 6.

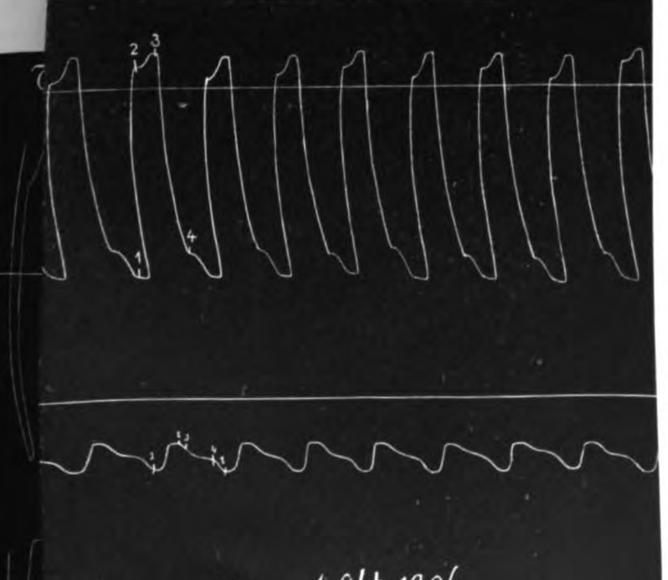


Fig. 8.

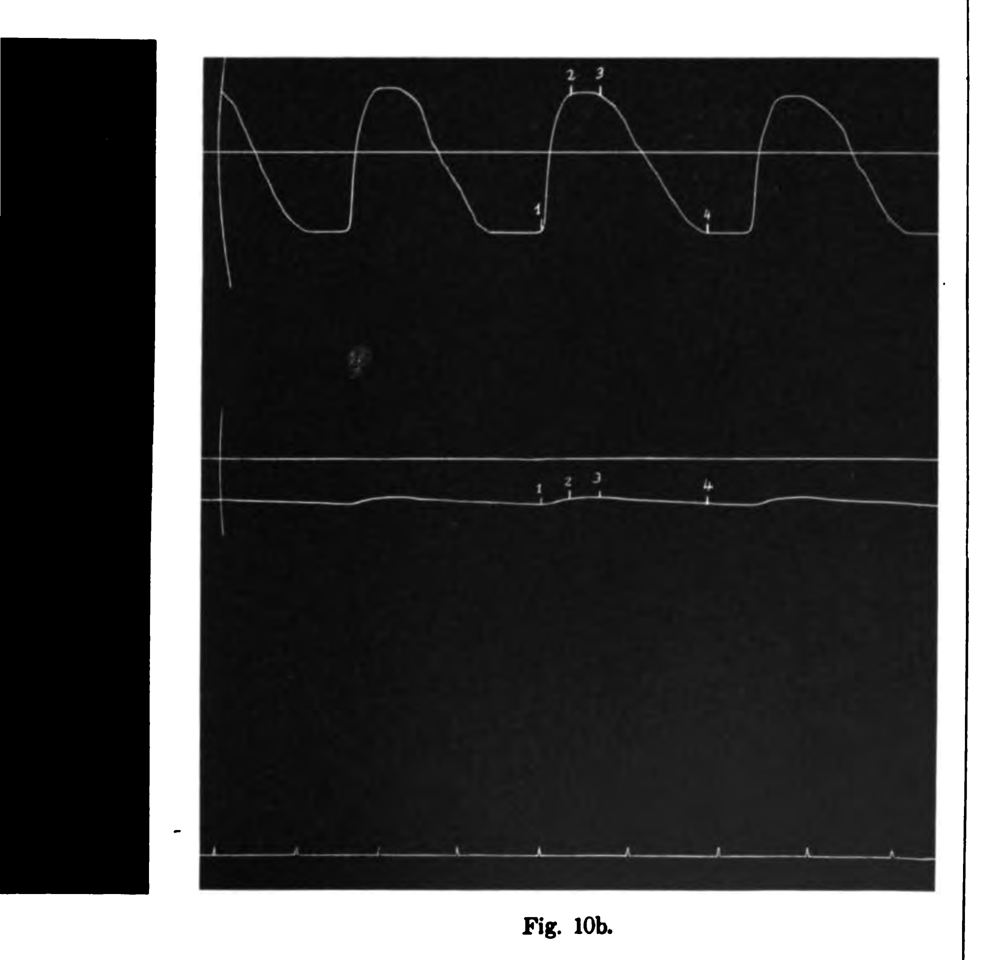


Fig. 10b.

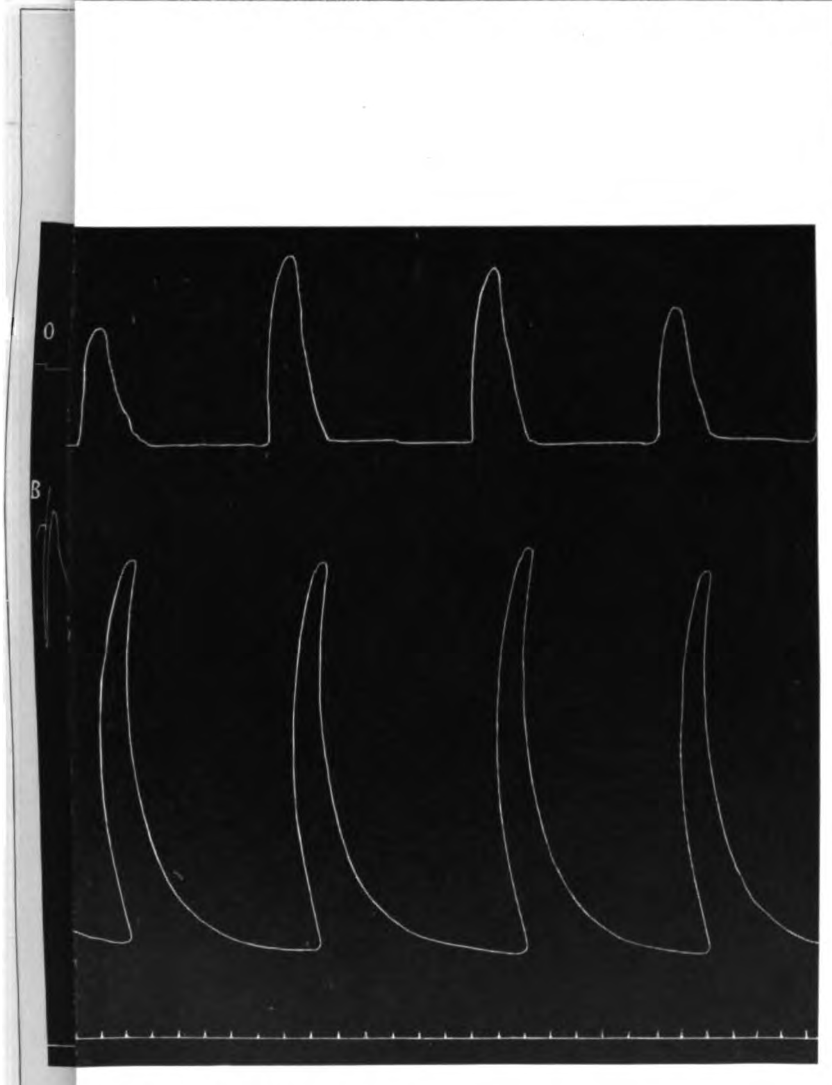
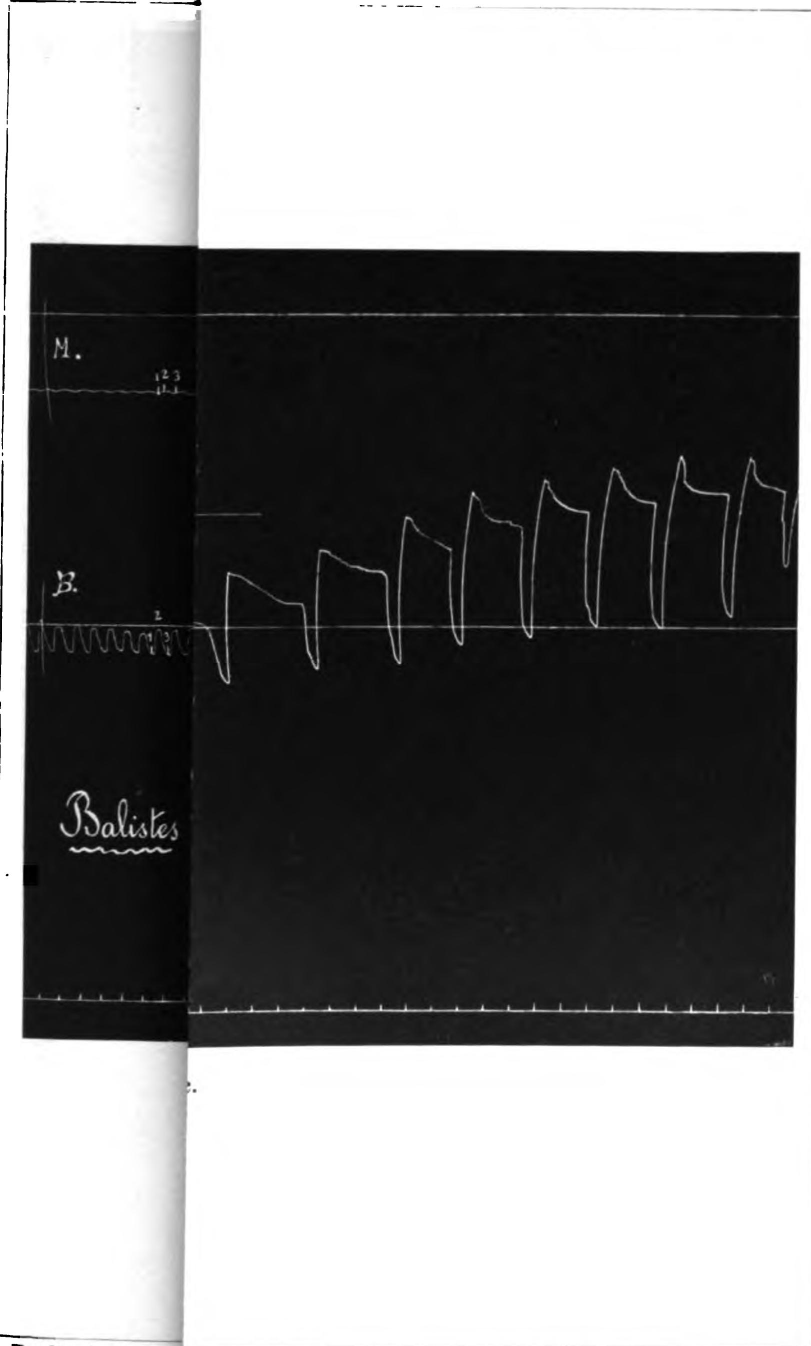


Fig. 12. Lophius piscatorius.

…sser heraus!

E



Baglioni, Atmun

Die Ernährung der Wassertiere.

Von

August Pütter, Göttingen.

(Der Redaktion zugegangen am 31. Mai 1907.)

Inhalt.

Einleitung.

Die Ernährung der Wassertiere ist bisher nicht als ein besonderes Problem behandelt worden, das im Gegensatz zur Ernährung der Landtiere einer Bearbeitung bedarf, man hat vielmehr angenommen, daß die allgemeinen Verhältnisse der Ernährung in beiden Lebensbezirken prinzipiell dieselben seien.

Bei den Landtieren nehmen wir an, daß ihre gesamte Nahrung in letzter Linie aus der Produktion der höheren Pflanzen stammt,

die ihren Kohlenstoffbedarf durch die Kohlensäure der Luft decken. Auch die fleischfressenden Tiere sind ja indirekt von dieser Stoffquelle abhängig, und sie alle, Pflanzenfresser und Fleischfresser, nehmen ihre Nahrungsstoffe durch Vermittlung geformter Nahrung auf, die stets einer mehr oder weniger weitgehenden mechanischen und chemischen Verarbeitung bedarf, bevor sie zur Resorption geeignet ist, und in das Stoffwechselgetriebe eingefügt werden kann.

Für das Meer nimmt man, so weit ich sehe ganz allgemein, im Prinzip dieselbe ernährungsphysiologische Abhängigkeit der Tiere von den Pflanzen — hier also fast ausschließlich von den Algen — an: die Algen sollen in ihrer Körpersubstanz die gesamte Menge der organischen Stoffe bilden, die den Tieren des Mikroplankton, besonders den Copepoden, als Nahrung dient, welche dann ihrerseits die Nahrung der Fische usw. abgeben. Man muß sich völlig darüber klar werden, daß diese Annahme z. Z. lediglich eine Hypothese ist, denn es liegen keine Versuche vor, den Nahrungsbedarf der niederen Tiere und die Größe der Produktion organischer Substanz durch die Algen in der Zeiteinheit experimentell zu ermitteln.

Worüber uns die ausgedehnten Planktonstudien unterrichten, ist lediglich der Zustand in bestimmten Zeitmomenten. Diese Untersuchungen können ihrer Natur nach keine Aufklärung darüber geben, in welcher Zeit sich der Organismenbestand erneuert hat, und vollends nicht über die Stoffmengen, die die einzelnen Organismen als Nahrung — im Betriebsstoffwechsel — in der Zeiteinheit umsetzen.

Ein Grund, die herkömmlichen Anschauungen über die Ernährung der Meeresorganismen zu modifizieren lag bisher um so weniger vor, als man schlechterdings keine andere Quelle für Nährstoffe angeben konnte, die zur Ausnutzung durch Tiere geeignet wäre, als eben die Organismenleiber.

Sobald nachgewiesen würde, daß das Meer in beträchtlicher Menge Nährstoffe in Lösung enthält, würde die ganze Ernährungsphysiologie der Meerestiere, ja generell der Wassertiere, einer gründlichen Revision unterzogen werden müssen.

Zu einer derartigen Revision glaube ich im folgenden einiges Material beibringen zu können.

1. Der Kohlenstoffgehalt des Seewassers.

Ein Urteil über die Menge des gesamten Kohlenstoffs, der in einem Liter Seewasser enthalten ist, kann man nur durch Anwendung einer Methode gewinnen, die generell alle komplexen Kohlenstoffverbindungen als CO_2 der Bestimmung zugänglich macht, und die sich auf Seewasser ohne jede Vorbehandlung anwenden läßt.

Eine derartige Methode ist bisher niemals angewandt worden, und es ist deshalb sehr verständlich, daß bedeutende Kohlenstoffmengen den Untersuchern entgangen sind.

Bestimmt worden ist in ungezählten Fällen die Menge der CO_2, aber über die Menge der komplexen C-Verbindungen, die etwa im Meere vorhanden sein könnten, hat man nur mit so unzureichenden Methoden, die etwa die Entfärbung von Chamaeleonlösung sich zu unterrichten gesucht. NATTERER, dem wir die grundlegenden Arbeiten über die Zusammensetzung des Meerwassers danken, hat allerdings einmal versucht, diese komplexen Kohlenstoffverbindungen quantitativ zu bestimmen. Er dampfte Seewasser ein und extrahierte die Salze mit Alkohol. Sein Resultat war, daß sich in 1 Liter Seewasser ca. 10 mg „Organisches" vorfanden. Dies Resultat kann ich insofern völlig bestätigen, als ich bei analogem Verfahren etwa 3—4 mg C auf einen Liter erhielt, was bei Annahme von ca. 40 % Kohlenstoffgehalt der fraglichen Stoffe ja 10 mg „Organischem" entsprechen würde. NATTERER zog den Schluß, daß die Menge komplexer Kohlenstoffverbindungen im Meere sehr gering sei.

Die Methode NATTERER's erfüllt nicht das oben aufgestellte Postulat, daß sie am unveränderten Seewasser ausführbar sei und es bestand keine Möglichkeit zu entscheiden, wieviel C-Verbindungen durch die Vorbehandlung sich der entgültigen Bestimmung entzogen hatten.

Die Methode der C-Bestimmung auf nassem Wege, die MESSINGER zuerst ausgebildet hat und die schon in einer Reihe von Arbeiten über den Stoffwechsel der Wirbellosen mit bestem Erfolge angewandt werden konnte, hat auch hier eine Bestimmung der wirklich vorhandenen C-Mengen ermöglicht.

Die Art der Ausführung und die Fehlergrenzen der Methode sind an anderem Orte[1]) genau beschrieben, ebenso die Technik

[1]) Die Untersuchungen werden in den Publikationen der königl. Ges. d. Wissenschaften in Göttingen erscheinen.



der CO_2-Bestimmung, hier sei nur betont, daß die Werte, die man nach Messinger's Methode erhält bei der Art der Durchführung, die für die Stoffwechselversuche nötig ist, im allgemeinen Minimalwerte liefert. Es ist nicht mit Sicherheit zu behaupten, daß alle C-Verbindungen völlig oxydiert werden. Jedenfalls können die erhaltenen Werte nicht etwa zu hoch sein, und nur diese Art der Fehler würde für die folgenden Betrachtungen störend wirken.

Die Zahlen, die im folgenden mitgeteilt werden, sind Mittelwerte aus 12 Bestimmungen, die mit Wasser des Golfes von Neapel angestellt wurden. Für die ersten vier Bestimmungen wurde das Wasser etwa 3—4 km vom Lande über 50—70 m Tiefe auf der Secca di Chiaia entnommen, für die übrigen Bestimmungen entstammt das Wasser einer Stelle, die ca. 2 km vom Lande gegenüber der Zoologischen Station liegt, und die man erreicht, wenn man von der Logetta auf Punta Campanella steuert, bis die Linie erreicht ist, die durch die Station und die Westspitze von Capri bestimmt wird. Die Tiefe beträgt hier 30—40 m. Geschöpft wurde nur Oberflächenwasser.

Beide Entnahmestellen liegen also weit genug vom Lande, um Verunreinigungen durch die Abfälle der Stadt Neapel unwirksam zu machen. Auf Grund der bakteriologischen Untersuchungen des Wassers im Golfe, scheint sich schon in Entfernungen von 1—2 km die Nähe des Landes kaum mehr fühlbar zu machen.

Eine Anzahl von Untersuchungen des Wassers der Aquarien in der Zoologischen Station gaben prinzipiell ganz gleiche Werte, nur bestehen bestimmte quantitative Unterschiede. Da es sich hier aber darum handelt die normalen Kohlenstoffmengen im Meere kennen zu lernen, ist von ihrer Mitteilung abgesehen.

Für den Kohlenstoff, der als CO_2 im Meere enthalten ist, ergaben sich Werte, die durchaus mit denen anderer Forscher übereinstimmen. Der Mittelwert ist 99 mg CO_2 auf ein Liter, was einer Kohlenstoffmenge von 27 mg entspricht. Für den Gesamtkohlenstoff ergeben sich nun ganz außerordentlich viel höhere Werte: die Kohlensäuremenge, die pro ein Liter zur Bestimmung kommt, wenn alle C-Verbindungen oxydiert werden, beträgt 340 mg, d. h. ein Liter Seewasser enthält 92 mg Gesamtkohlenstoff.

Da 27 mg zu Form von CO_2 nachgewiesen sind, so bleiben pro Liter 65 mg C., die in Form komplexer Verbindungen im Seewasser enthalten sind.

Tabelle I.

Wasser des Golfes von Neapel.

Substanzmengen pro 1 Liter.

Datum	Temperatur °C	Sauerstoff mg	C aus CO_2 mg	Gesamt-C mindestens mg	RC mg	C aus CO_2 zu RC 1 : x	CCO_2 in % des GC %	Flüchtige Säuren $\frac{n}{10}$ ccm
1906								
18. XII.	15,2	7,9	29	97	68	2,35	30,0	2,8
19. XII.	15,2	8,1	33	102	69	2,10	32,5	2,4
20. XII.	15,2	8,0	33	134	101	3,07	25,6	2,4
21. XII.	15,2	8,1	30	132	102	3,40	22,8	3,2
1907								
11. II.	12,9	8,3	23	68	45	1,96	33,9	
12. II.	12,9	6,8	28	107	79	2,82	26,2	
13. II.	12,9	6,5	26	70	44	1,70	37,2	
25. II.	12,8	8,0	31	79	46	1,48	39,2	3,0
26. II.	12,8	7,7	22	98	76	3,45	22,5	2,5
27. II.	12,8	6,8	25	76	51	2,05	33,0	3,8
28. II.	13,0	7,0	21	70	49	2,34	30,0	2,3
1. III.	12,8	8,0	27	76	49	1,81	35,5	2,8

Es beträgt also der Kohlenstoffgehalt dieser komplexen organischen Verbindungen das 2,4 fache des Kohlenstoffs der Kohlensäure, kaum 30 % des Gesamtkohlenstoffs sind als CO_2 gebunden, 70 % sind unvollständige Oxydationsprodukte des Kohlenstoffs.

Über die chemische Natur dieser bedeutenden Mengen von Kohlenstoffverbindungen etwas zu sagen, ist sehr schwer. Wahrscheinlich handelt es sich ja um ein Gemisch sehr zahlreicher Verbindungen der aller verschiedensten Art, deren jede nur in äußerst geringer Menge vorhanden zu sein braucht, so daß sie sich einzeln dem Nachweise völlig entzieht.

Nur für eine Gruppe von Stoffen können einige Angaben gemacht werden, aber mit ihr haben wir sicher schon eine äußerst wichtige Komponente des Stoffgemisches charakterisiert: es handelt sich um die flüchtigen Säuren. Aus dem mit verdünnter Schwefelsäure angesäuerten Seewasser kann man eine beträchtliche Menge flüchtiger Säuren abdestillieren, und mit vorgelegter $\frac{n}{10}$ NaOH

titrieren. Über die Ausführung ist am anderen Orte das Nötige mitgeteilt.

Wie die Tabelle I zeigt, verbrauchen diese flüchtigen Säuren im Mittel aus neun Bestimmungen pro Liter 2,8 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH, d. h. es ist ein Säuregemisch vorhanden, das 0,28 mg Mol der verschiedenen Säuren enthält.

Wie Stoffwechseluntersuchungen lehrten kommen offenbar Säuren mit recht verschiedener Zahl von C-Atomen in dieser Fraktion vor, so daß wir als erste Näherung annehmen können, daß als Molekulargewicht dieser Verbindungen der Mittelwert aller Molekulargewichte der flüchtigen Säuren angesetzt werden darf.

Denken wir zunächst nur an die Reihe der Fettsäuren, so haben wir flüchtige Glieder dieser Reihe mit Molekulargewichten von 46 (Ameisensäure) bis 202 (Laurinsäure), und dürfen wohl ein Molekulargewicht von 128 als Mittelwert ansetzen, zumal unter den Säuren, die nicht zu dieser Reihe gehören, die Molekulargewichte der ersten Glieder der Reihen schon bedeutend höher sind, wie das der Ameisensäure, z. B. Oxalsäure 90. Legen wir dies Molekulargewicht von 128 zugrunde, so bedeuten 0,28 mg Mol eine Substanzmenge von 36 mg, was bei einem mittleren Kohlenstoffgehalt von 64 % einer Kohlenstoffmenge von 23 mg entspricht.

Es enthalten also die flüchtigen Säuren im Seewasser fast ebensoviel Kohlenstoff, wie die Kohlensäure, eine Tatsache, die für die Ernährungsphysiologie von größter Bedeutung sein dürfte.

Hiermit endet die quantitative Bestimmung der C-Verbindungen im Seewasser. Aus Natterer's Arbeiten sind noch einige qualitative Notizen bemerkenswert: es gelang der Nachweis von höheren Fettsäuren (Palmitin, Stearinsäure) und in einigen Proben, die dicht über dem Meeresboden entnommen waren, konnten Kohlenwasserstoffe schon durch den petroleumartigen Geruch des Wassers nachgewiesen werden. Auch Glyzerin glaubt Natterer identifizieren zu können, so daß man mehrwertige Alkohole vermuten könnte.

Weitere Stoffgruppen sind, meines Wissens bisher im Meer noch nicht als normale Bestandteile festgestellt worden, und es ist daher bloße Hypothese, wenn ich mir vorstelle, daß außer den genannten Verbindungen auch Huminsubstanzen unter den C-Verbindungen vorkommen, die ja als Abbauprodukte von Kohlehydraten offenbar in der Natur eine gewaltige Verbreitung haben. Eine Prüfung dieser Annahme ist mir bisher noch nicht möglich gewesen.

Da wir für CO_2 (27 mg) und flüchtige Säuren (23 mg) zusammen erst 50 mg C pro Liter haben, so bleiben für die Fraktion, in der höhere Fettsäuren und andere organische Säuren, Kohlenwasserstoffe und vielleicht Huminsubstanzen vorhanden sind, noch 42 mg C übrig.

Rechnet man den mittleren Kohlenstoffgehalt dieser Verbindungen zu 60%, so beträgt ihre Menge: 70 mg.

Wir haben also als Stoffmengen in ein Liter Seewasser:

Tabelle II.

	Menge in mg	Kohlenstoffgehalt mg	Sauerstoff-Kapazität mg
Kohlensäure	99	27	0
flüchtige Säuren	36	23	43
andere Stoffe (höhere Säuren, Kohlenwasserstoffe usw.)	70	42	137
		92	180

In der letzten Kolonne der Tabelle ist die Sauerstoffkapazität der Stoffe angegeben, die nach VOIT's[1]) Formel aus der prozentualen Zusammensetzung berechnet ist. Dabei ist für die flüchtigen Säuren der Wert in Ansatz gebracht, der dem angenommenen mittleren Molekulargewicht entspricht. Für die Gruppe der höheren Fettsäuren, Kohlenwasserstoffe usw. ist eine Zusammensetzung von 70% C, 35% O und 5% H angesetzt.

Die Sauerstoffkapazität der komplexen Kohlenstoffverbindungen erscheint erstaunlich hoch, wenn man sie mit den geringen Sauerstoffmengen vergleicht, die ein Liter Seewasser enthält.

Wie die Tabelle I zeigt, beträgt der Sauerstoffgehalt in den zwölf untersuchten Fällen im Mittel pro Liter 7,6 mg, die Sauerstoffkapazität der Kohlenstoffverbindungen 180 mg, d. h. es müßte ca. 24 mal soviel Sauerstoff verwandt werden, wie in einem Liter vorhanden ist, wenn aller Kohlenstoff zu CO_2, aller Wasserstoff zu H_2O oxydiert werden sollte.

Diese Zahlen zeigen klar die relative Sauerstoffarmut des Meeres.

2. Der Kohlenstoffgehalt der Planktonorganismen.

Durch die zahlreichen vortrefflichen Untersuchungen HENSEN's und seiner Schule sind wir für eine ganze Anzahl von Meeresteilen

[1]) E. VOIT, Z. f. Biol., Bd. 44 N. F., Bd. 26, 1903, S. 345—361.

über die Menge der Planktonorganismen zu bestimmter Jahreszeit orientiert. Den folgenden Angaben liegen besonders die Untersuchungen von BRANDT[1][2]) und LOHMANN[3]) über die Menge und die chemische Zusammensetzung der Planktonorganismen zugrunde.

LOHMANN, dessen Untersuchungen mit Filtration des Seewassers durch dichte Filter eine bedeutend größere Menge von Tieren kennen gelehrt haben, als man nach den älteren Untersuchungen annahm, gibt für Syrakus die folgenden Mengen von Organismen an: 1000 Liter enthalten 52,83 cmm Organismen, zu denen noch ca. 0,8 cmm Bakterien hinzugerechnet werden müssen, so daß das Gesamtvolumen der Organismen 53,6 cmm beträgt.

Auf die verschiedenen Komponenten verteilt sich dies Volumen wie folgende Tabelle nach LOHMANN (p. 72) zeigt.

	Zahl	Volumen
Protophyten	2 082 860	17,00 cmm
Protozoën	325 510	1,13 „
Metazoën	17 325	34,70 „
Bakterien	785 000 000	0,80 „
		53,63 cmm

Rechnen wir das spezifische Gewicht der Organismen im Mittel zu 1,030, so ergibt sich als Lebendgewicht in 1000 Litern für

Protophyten	17,62 mg
Protozoën	1,15 „
Metazoën	36,00 „
Bakterien	0,83 „
	55,60 mg

Um von diesem Werte aus die Stoffmengen, vor allem die Menge des Kohlenstoffs berechnen zu können, die die Meeresorganismen enthalten, müssen BRANDT's Angaben herangezogen werden.

Nach BRANDT's Tabellen liefern nach dem Durchschnitt von zehn Planktonfängen 66 ccm Planktonorganismen 0,57 g Trockensubstanz. Die Volumina, die LOHMANN angibt sind aber „dichte Volumina", während die Angaben BRANDT's sich auf die Messungen gut ab-

[1]) K. BRANDT, Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen N. F. Bd. 3 1898—1900, S. 45—90.

[2]) K. BRANDT, Über den Stoffwechsel im Meere, 2. Abhandlung, ibid. Bd. 6, 1902, S. 25—79.

[3]) H. LOHMANN, Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton usw., ibid. Bd. 7, 1903, S. 1—86.

gesetzter Planktonfänge beziehen. Diese letzteren sind ca. 25 mal größer, als die dichten Volumina, so daß wir rechnen müssen: $\frac{66}{25} = 2,63$ ccm oder 2,75 g Lebendgewicht liefern 0,57 g Trockensubstanz, was 20,7 % entspricht.

Danach enthalten 1000 Liter an Trockensubstanz aus:

Protophyten	3,65 mg
Protozoën	0,24 „
Metazoën	7,48 „
Bakterien	0,17 „
	11,54 mg

Der Kohlenstoffgehalt der Trockensubstanz beträgt im Mittel aus zehn Analysen nach Brandt 33,39 %, so daß die Menge Kohlenstoff, die in Form von Organismen in 1000 Litern enthalten ist, sich folgendermaßen stellt:

Protophyten	1,22 mg
Protozoën	0,08 „
Metazoën	2,48 „
Bakterien	0,06 „
	3,84 mg

Der Stickstoffgehalt beträgt im Mittel 3,4 %, d. h. also $^1/_{10}$ der Kohlenstoffmenge, so daß in 1000 Liter 0,39 mg Stickstoff in Organismen gebunden ist.

Da im Eiweiß 3,3 mal so viel C als N enthalten ist, so stammen von dem Gesamtkohlenstoff der Organismen ca. 1,29 mg aus Eiweiß, 2,55 mg aus Kohlehydraten und Fetten. Nur um nicht mit gar zu kleinen Zahlen zu rechnen sind bisher die Werte für 1000 Liter angegeben worden, zum Vergleich mit den Mengen gelöster Verbindungen, von denen oben die Rede war, müssen wir die Werte auf 1 Liter umrechnen und erhalten:

1 Liter Seewasser enthält in der Gesamtmenge der Organismen, die in ihm leben, Kohlenstoff:

1) in Form von Eiweiß	0,00129 mg
2) in Form von Kohlehydraten und Fetten	0,00255 „
Kohlenstoff im ganzen	0,00384 mg

Die Menge des Stickstoffs in den Organismen beträgt 0,00039 mg pro Liter.

Vergleicht man diese Zahlen mit jenen für die gelösten Stoffe, so springt der immense Unterschied sogleich in die Augen:

In gelöstem Zustande enthält ein Liter 92 mg C, d. h. 24000 mal mehr Kohlenstoff, wie im gleichen Volumen in Organismen enthalten sind. Zieht man auch nur die Menge des Kohlenstoffs zum Vergleich heran, die in Form komplexer Verbindungen gelöst ist, also 65 mg pro Liter, so bedeutet das auch immer noch 17000 mal so viel wie in den Organismen.

Durch diese Gegenüberstellung wird schon ein gerechter Zweifel gegen die Richtigkeit der Annahme begründet, daß die Organismen selbst, in letzter Linie also die Algen, die einzige Quelle der Nahrung für die Wassertiere seien, aber der Nachweis, daß die gelösten Stoffe eine weit ausgiebigere Quelle der Nahrung für eine große Menge von Tieren sind, als jene, die in Organismen gebunden sind, läßt sich nur erbringen, sobald man quantitative Daten über den Nahrungsbedarf der Tiere hat.

3. Der Nahrungsbedarf der Tiere.

I. Der Kohlenstoffbedarf nach den Stoffwechselversuchen.

Eine exakte Kenntnis des Bedarfs an ausnutzbaren Nährstoffen in der Zeiteinheit ist nur durch vollständige Stoffwechselversuche zu erlangen, und solche liegen z. Z. nur für zwei Tiere vor, für Suberites domuncula und Cucumaria grubei.

a. Suberites domuncula.

Bei Suberites beträgt der Kohlenstoffumsatz eines mittelgroßen Exemplars von ca. 60 g Lebendgewicht in einer Stunde 0,92 mg. Wäre also der gesamte Kohlenstoff, den die Planktonorganismen enthalten, restlos für Suberites ausnutzbar, so müßte er in einer Stunde das Wasservolumen, das in Form von Organismen diese Kohlenstoffmenge enthält, vollkommen ausfischen, wenn er durch geformte Nahrung seinen Nahrungsbedarf decken wollte. Dieses Volumen ist sehr groß, es beträgt nach den vorstehenden Angaben 242 Liter! Ein Organismus von ca. 60 ccm Volumen, sollte in einer Stunde 242 Liter, d. h. das 40000 fache seines eigenen Volumens aller Planktonorganismen berauben: eine völlige undenkbare Annahme!

Alle die Organismen, die ein Schwamm fängt, müssen in direkte Berührung mit seiner Oberfläche kommen, wie das wohl mit jenen

Tieren geschieht, die in den Wasserstrom, der die Kanalsysteme der Schwämme durchspült, hineingerissen werden. Eine Überschlagsrechnung zeigt, daß es bereits eine sehr hohe Annahme ist, wenn wir sagen, daß ein Schwamm von 60 ccm Volumen in einer Stunde 300 ccm oder das fünffache seines eigenen Volumen durch sein Kanalsystem pumpt. In diesen 0,3 Liter wären also nur $^1/_{810}$ der C-Menge, die erforderlich ist, aber auch diese Zahl ist noch viel zu hoch, denn der, durch die Dermalporen eintretende Wasserstrom ist so langsam, daß er offenbar nicht in der Lage ist, größere Organismen, etwa Copepoden, mitzureißen, er würde wesentlich nur die Protophyten (in erster Linie Diatomeen), Protozoën und Bakterien mitnehmen, deren Gesamtmenge nur 35 % des Kohlenstoffs der Planktonorganismen enthält, so daß der Wasserstrom dem Schwamm 2300 mal weniger Kohlenstoff als geformte Nahrung zuführen würde, wie er in der Zeiteinheit verbraucht.

Nehmen wir dagegen an, daß die komplexen Kohlenstoffverbindungen, die in Seewasser gelöst sind, die Nahrung des Schwammes darstellen, so enthalten bereits 14,2 ccm die für eine Stunde notwendigen 0,92 mg Kohlenstoff. Freilich wird man nicht annehmen dürfen, daß alle diese komplexen Kohlenstoffverbindungen gleich gut für Suberites ausnutzbar sind, ja viele von ihnen haben vielleicht gar keinen Nährwert für den Schwamm, aber wenn wir daran denken, daß vielleicht 300 ccm, in der Stunde das Kanalsystem passieren und diese bereits 19,5 mg Kohlenstoff enthalten, also 21 mal so viel, wie der Schwamm braucht, so ist ohne weiteres ersichtlich, daß er immer noch genug Stoffe erhalten würde, wenn auch kaum 5 % der gebotenen Kohlenstoffverbindungen für ihn ausnutzbar wären.

Außerdem ist ganz allgemein daran zu denken, daß die Bedingungen für die Aufnahme gelöster Stoffe weit günstiger sind, als jene für den Fang geformter Nahrung. Ein Tier, daß keine Bewegungen ausführt (auch keine Wasserströme erzeugt) kann an geformter Nahrung nur das erhalten, was zufällig in unmittelbare Berührung mit seiner Oberfläche kommt, und daß wird sehr wenig sein, denn so immens uns die Zahl der Planktonorganismen erscheint, sind sie doch relativ spärlich gesät und stellen am einen verschwindend geringen Teil des gesamten Wasservolumens dar, in 1 ccm würden nur etwa 2 Diatomeen zu finden sein. Für die Aufnahme gelöster Stoffe liegen die Bedingungen viel günstiger: ein prozentual bestimmter Teil derselben ist ständig mit der Oberfläche der Organismen in Berührung und in demselben Maße, wie durch

Resorption diese Stoffe aufgenommen werden, diffundieren sie wieder heran, so daß ein ununterbrochener Stoffstrom dem Tiere zufließt, solange noch überhaupt gelöste Nahrung vorhanden ist.

Es ist wohl nach diesen Erfahrungen die Generalisierung gestattet: auch bei den übrigen Schwämmen: Kalk-, Horn-, Gallertschwämmen, bei den Hexactinelliden usw. kann, wie bei Suberites die geformte Nahrung keinen nennenswerten Anteil an der Ernährung nehmen, sie sind vielmehr ausschließlich auf gelöste Nahrung angewiesen, die ihnen im Meere in genügender Masse zur Verfügung steht.

Für Suberites domuncula ist jedenfalls der Nachweis erbracht, daß auch unter den günstigsten Annahmen die **geformte** Nahrung, die ihm zugänglich ist, **weniger als 0,05 %** des gesamten Nahrungsbedarfes zu decken im stande ist.

b) Cucumaria grubei.

Für Cucumaria beträgt bei einem frisch gefangenen Tier von ca. 14 g Lebendgewicht der Kohlenstoffbebarf pro Stunde etwa 0,40 mg. Diese Menge Kohlenstoff ist enthalten in den Planktonorganismen von 100 Litern, dagegen in Lösung in 6,2 ccm.

Diese Zahlen sind im Falle der Cucumaria nicht derart beweisend, wie bei Suberites, weil Cucumaria nicht nur die schwebenden Organismen auf seinen Tentakelbäumchen fängt, sondern, wie die Untersuchung des Darminhaltes lehrt, auch beträchtliche Mengen Sand aufnimmt, was ja die aspidochiroten Holothurien in noch viel höherem Maße tun. Über die Menge Nährstoffe, die auf diesem Wege — in Form von organischem Detritus usw. — dem Tiere zukommen, lassen sich z. Z. keine quantitativen Angaben machen. Wohl aber ergibt die Gesamtstoffwechselbilanz auch hier eine starke Beteiligung gelöster Stoffe an der Ernährung, wie a. a. O. gezeigt werden wird.

II. Der minimale Kohlenstoffbedarf, erschlossen aus dem Sauerstoffverbrauch.

Für eine ganze Anzahl von niederen Tieren ist der Sauerstoffverbrauch mit genügender Genauigkeit durch Vernon's [1]) Untersuchungen bekannt, und unter gewissen Voraussetzungen kann man sich mit Hilfe dieses Wertes ein Bild von dem Stoffbedarf der

---

[1]) Vernon, The respiratory exchange of the lower marine Invertebrates. Journal of Physiol. Vol. 19, 1895—96 p. 18—70.

Tiere machen, jedenfalls kann man angeben, wieviel Stoffe mindestens in der Zeiteinheit umgesetzt worden sind.

Wir wissen, daß die Oxydationen, zu denen der Sauerstoff verbraucht wird, nur einen Teil der gesamten Prozesse darstellen, die den Stoffwechsel ausmachen. Wir wissen ferner, daß die Oxydationen im Stoffwechsel keineswegs immer vollständige Oxydationen der verbrauchten Stoffe sind, daß vielmehr unvollständige Oxydationsprodukte in Menge entstehen. Wenn wir also ansetzen: aller Sauerstoff, der verbraucht wurde, hat dazu gedient, eine bestimmte Verbindung vollkommen zu oxydieren, und außer dieser Oxydation sind überhaupt keine anderen Prozesse im Stoffwechsel abgelaufen, so haben wir den Stoffbedarf damit viel zu niedrig angeschlagen.

Tabelle III.

Stamm	Klasse	Ordnung	Spezies	Sauerstoffverbrauch pro kg organ. Trocken-Stunde mg	Zahl der Tiere, die 1 kg organ. Trockensubstanz enthalten	Sauerstoffverbrauch pro 1 Tier in 1 Stunde mg
Protozoa	Rhizopoda	Radiolaria	Collozoum inerme	27 776	2500000	0,111
Cnidaria	Anthozoa	Hexactinia	Adamsia rondeletii	186	910	0,205
„	Hydrozoa	Scyphomedusae	Rhizostoma pulmo	1940	2400	0,808
„	„	Hydromedusae	Carmarina hastata	2320	7750	0,30
„	Ctenophorae	Cestidae	Cestus veneris	1558	5400	0,288
Mollusca	Gastropoda	Heteropoda	Pterotrachea mutica	2110	3000	0,70
„	„	Opistobranchia	Tethys leporina	1374	510	2,69
Tunicata	Ascidia	Monascidia	Ciona intestinalis	1000	4100	0,244
„	Salpae	Desmomyaria	Salpa pinnata	4458	121000	0,036
„	„	„	Salpa tilesii	639	4000	0,159

Wieviel Stoffe durch eine gegebene Menge Sauerstoff oxydiert werden können, hängt natürlich von der chemischen Konstitution der umgesetzten Stoffe ab und läßt sich aus der Sauerstoffkapazität berechnen.

Gestützt auf eine Reihe von Erfahrungen über den Stoffumsatz der Seetiere dürfen wir annehmen, daß die umgesetzten Stoffe in überwiegender Menge Kohlehydrate sind. Für sie beträgt die Sauerstoffkapazität 1,23, d. h. A g Sauerstoff sind imstande $\frac{A}{1,23}$ Zucker zu verbrennen, der Zucker hat 40 % Kohlenstoff.

Wir werden im folgenden aus dem Sauerstoffverbrauch pro Tier und Stunde auf die minimale Menge des umgesetzten Zuckers schließen und hieraus den Kohlenstoff**umsatz** also auch den minimalen Kohlenstoff**bedarf** bezeichnen.

Tabelle III zeigt für 10 Tiere aus vier verschiedenen Tierstämmen (7 verschiedenen Klassen) den Sauerstoffbedarf pro Kilo-

Tabelle IV.

Alle Werte pro 1 Tier in 1 Stunde

	Sauerstoffverbrauch	mindester Zuckerumsatz aus dem Sauerstoffverbrauch berechnet	Kohlenstoffumsatz aus dem Zucker berechnet	Der umgesetzte Kohlenstoff ist enthalten in Form von Planktonorganismen in	Der umgesetzte Kohlenstoff ist enthalten in Form von gelösten komplexen C-Verbindungen in	Der verbrauchte Sauerstoff ist enthalten in	Der verbrauchte Sauerstoff ist enthalten in x_3 ccm ist C gelöst
	mg	mg	mg	x_1 ccm	x_2 ccm	x_3 ccm	mg
Collozoum	0,111	0,091	0,036	9400	0,55	14,4	0,94
Adamsia	0,205	0,166	0,066	17200	1,02	21,6	1,41
Rhizostoma	0,808	0,660	0,263	69000	4,05	105,0	6,85
Carmarina	0,300	0,244	0,098	25500	1,50	39,0	2,53
Cestus	0,288	0,233	0,093	24300	1,44	37,5	2,43
Pterotrachea	0,700	0,570	0,228	59100	3,50	91,0	5,90
Tethys	2,690	2,180	0,870	227000	13,40	350,0	22,8
Ciona	0,244	0,198	0,079	20600	1,22	31,8	2,07
Salpa pinnata	0,036	0,029	0,012	3140	0,18	4,7	0,31
Salpa tilesii	0,159	0,129	0,052	13600	0,80	20,7	1,34

gramm organische Trockensubstanz und Stunde meist nach Vernon's Angaben, nur für Adamsia und Ciona wurden eigene Bestimmungen verwertet. Ferner enthält die Tabelle die Zahl von Individuen, die 1 kg organische Trockensubstanz liefern und endlich den Quotienten der beiden ersten Werte, d. h. der Sauerstoffbedarf pro Tier und Stunde.

In Tabelle IV wird von diesem letzteren Werte ausgegangen. Dividiert man ihn durch 1,23 (Sauerstoffkapazität des Zuckers), so erhält man die mindestens umgesetzte Zuckermenge und hieraus berechnet sich ohne weiteres die dritte Zahlenreihe: der mindeste Kohlenstoffumsatz pro Tier und Stunde.

Die folgende Reihe gibt an, in wieviel Kubikzentimeter Seewasser diese Kohlenstoffmenge in Form von Organismen enthalten ist, worauf die nächste zeigt, wieviel Kubikzentimeter Seewasser die geforderte Kohlenstoffmenge in gelöstem Zustande enthalten.

Die Durchsicht dieser Tabelle zeigt deutlich die Unmöglichkeiten, auf die man geführt wird, wenn man an der Annahme festhalten will, daß für die Ernährung der Wassertiere nur geformte Nahrung in Betracht käme.

Ein Collozoum, dessen Volumen kaum 0,1 ccm beträgt, und das keinerlei besondere Einrichtungen zum Beutefang hat, sollte in einer Stunde das 94000 fache des eigenen Volumen abfischen, in dem etwa 20000 Diatomeen enthalten sind! Schon die einfache Beobachtung Brandt's, daß an den Gallerthüllen der Kolonie bildenden Radiolarien, wenn sie in schonender Weise gefangen werden, höchst selten einmal ein Planktonwesen anhaftet, zeigt, daß geformte Nahrung für diese Organismen nicht in Betracht kommt. Brandt hat diesen Schluß auch selber gezogen, meint aber in diesem speziellen Falle, daß die Gegenwart der Zoochlorellen dies Verhalten erkläre, indem die Algen die Ernährung der Radiolarien besorgen. Daß ein Teil der Nahrung der Sphaerozoën durch die Assimilationstätigkeit ihrer kommensalen Algen gedeckt wird, ist wohl sicher, doch glaube ich ihren ernährungsphysiologischen Wert nicht zu hoch veranschlagen zu sollen, denn erstens sind die Algen durchaus kein konstanter Bestandteil des Radiolarienkörpers, und vor allem ist ihre Menge außerordentlich variabel und auch Tiere mit ganz geringen Mengen von Algen können leben. Zweitens aber spricht der hohe Sauerstoffverbrauch des Collozoum gegen die Annahme, daß die Algen den ganzen Stoffbedarf decken könnten, denn wäre ihr Stoffwechsel derart intensiv, so sollte man wohl erwarten, daß die beträchtlichen Sauerstoffmengen, die durch Kohlensäurespaltung

von ihnen erzeugt werden, ebenso den Sauerstoffbedarf der Collozoën decken müßten, wie die Menge der gebildeten Kohlehydrate den Kohlenstoffbedarf decken soll.

Ich sehe daher keine andere Möglichkeit der Erklärung als die, das bei Collozoum die gelösten C-Verbindungen des Meeres als Nahrungsquelle die Hauptrolle spielen.

Die drei Quallen, die drei verschiedenen Klassen angehören, geben dasselbe Resultat.

Bei Rhizostoma enthält das 850fache Tiervolumen die für eine Stunde nötige Kohlenstoffmenge in Form von Planktonorganismen, bei Carmarina das 790fache, bei Cestus das 320fache Volumen.

Bei Carmarina läge ja noch die Möglichkeit vor, daß sie auch größere Organismen als Nahrung benutzen könnte, doch sind diese auch entsprechend weniger häufig, und die Wahrscheinlichkeit, sie zu erhalten ist äußerst gering. Cestus ist kaum imstande irgendwie größere Nahrung aufzunehmen, und wie Chun betont, fressen Cestus, Eucharis usw. nur kleine Planktontiere, hauptsächlich Copepoden, gelegentlich auch kleine Medusen, Salpen, Sagitten, während die Beroë-Arten gefräßige Räuber sind.

Für Rhizostoma ist durch die „Wurzelmündigkeit“ die Aufnahme von irgendwie größeren Wesen völlig ausgeschlossen, nur mikroskopische Wesen können den Weg zum „Gastrovaskularsystem“ passieren.

Bei den Quallen kommen auch keinerlei Zoochlorellen als Nahrungsproduzenten in Betracht, und es bleibt nur die eine Möglichkeit: diese Tiere müssen, um ihren Stoffbedarf decken zu können, gelöste Stoffe aus dem Meerwasser aufnehmen.

Für die beiden aufgezählten Mollusken gilt ganz dasselbe. Pterotrachea von ca. 60 ccm Volumen müßte in 1 Stunde ihr 980faches Volumen abfischen, so daß wir Claus [1]) kaum mehr werden Recht geben können wenn er sagt S. 662: „alle Heteropoden ernähren sich vom Raube. Mittels Greifbewegungen werden kleine Seetiere erfaßt und in den Rachen hineingezogen.“

Bei Tethys ist das Mißverhältnis noch größer, indem ca. das 1500fache Körpervolumen pro Stunde durchfischt werden müßte. In der Generalisierung solcher Erfahrung wird allerdings stets Vorsicht am Platze sein, denn bei einem anderen Opistobranchier, bei Aplysia, ist es wohl sehr wahrscheinlich, daß geformte Nahrung die Hauptrolle bei der Ernährung spielt, oder

[1]) Claus, Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl., Marburg 1897.



sie wohl gar ausschließlich besorgt, denn dieses Tier weidet die dichten Rasen der Ulven ab, die wohl reichlich genug Nahrung bieten dürften.

Endlich haben wir drei Tunicaten: Ciona, die Ascidie, würde das 2000fache ihres Volumens in 1 Stunde filtrieren müssen, was auch unter Berücksichtigung der gewaltig entwickelten Kiemen, wenn man sie als Filter auffassen wollte, als eine unmögliche Leistung erscheint. Bei Salpa pinnata würde das 1000fache und bei Salpa tilesii das 170fache Volumen erfordert sein. Selbst die letzte Zahl, die geringste, die bisher angegeben wurde, ist immer noch recht hoch. Der Stoffbedarf, von dem hier ausgegangen ist, bezieht sich auf Tiere, die die Mittelgröße der betreffenden Spezies schon erreicht haben — man kann nicht sagen auf ausgewachsene Tiere, da bei den meisten eine derartig typische Begrenzung des Wachstums, wie bei Wirbeltieren, Insekten und einigen anderen wohl kaum besteht.

Viel größer wird offenbar der Stoffbedarf in Perioden der Vermehrung sein, also in erster Linie während der Entwicklung und des Wachstums, dann aber auch in der Zeit der Bildung von Geschlechtsprodukten, besonders wenn sie, wie viele Eier, eine reichliche Menge Dotter als Nährmaterial mitbekommen.

4. Der mindeste stündliche Lebensraum der Wassertiere.

Im vorigen Abschnitt war von der Menge Wasser die Rede, mit der die stoffaufnehmenden Flächen eines Organismus in Berührung kommen müßten, damit der stündliche Nahrungsbedarf durch Planktonorganismen gedeckt werden könnte. Ohne nähere Kenntnis der Mechanismen, durch die ein Tier sich mit einer bestimmten Wassermenge in Berührung bringen kann, mußten die dort geforderten Leistungen als ganz unmöglich a limine abgelehnt werden, aber es konnten in den einzelnen Fällen keine brauchbaren Werte für das Volumen angegeben werden, das in der Tat in einer Stunde mit einem bestimmten Tier in Berührung kommt.

Ein Weg um eine untere Grenze für diesen Wert anzugeben, ergibt sich aus dem Vergleich des Sauerstoffbedarfes der Tiere mit dem Sauerstoffgehalt des Seewassers.

Der Sauerstoff, den die Tiere verbrauchen, wird ja mit Sicherheit aus dem Seewasser durch Resorption an den Körperoberflächen entnommen, und da wir den Sauerstoffgehalt des Seewassers kennen,

ergibt sich ohne weiteres, das Volumen, das den für ein Tier pro Stunde notwendigen Sauerstoff enthält.

Würde das Seewasser, das in unmittelbare Berührung mit den Tieren kommt, vollständig seines Sauerstoffs beraubt, so würde das berechnete Volumen einen genauen Wert für die Wassermenge abgeben, die ein Tier pro Stunde braucht, wir hätten den „stündlichen Lebensraum" in bezug auf Sauerstoff bestimmt. Da aber wahrscheinlich der Sauerstoff nicht vollständig dem Wasser entzogen wird, so stellt dieser Wert nur einen Minimalwert dar, der in Wirklichkeit vielleicht nicht unerheblich größer ist, doch dürfte der Fehler kaum 100 % erreichen.

Tabelle V gibt für die untersuchten Tiere dieses Volumen an und gleichzeitig den Vergleich des „minimalen stündlichen Lebensraumes" mit dem Tiervolumen.

Sehen wir zunächst von Collozoum ab, über dessen großen Lebensraum noch einiges besondere zu sagen sein wird (siehe unten), so schwanken die gefundenen Werte zwischen 0,26 (Salpa tilesii) und 3,18 (Ciona intestinalis) des Tiervolumens. Daß ein Tier von der Größe und dem Bau einer Ascidie das 3-fache seines Volumens an Wasser pro Stunde von Sauerstoff frei machen kann, erscheint in keiner Weise unwahrscheinlich, selbst eine wesentliche höhere Leistung würde noch gut vorstellbar sein. Für die übrigen Tiere schwankt der Wert meist zwischen 1 und 2, nur Tethys mit 2,3 geht darüber hinaus.

Wenn man für Suberites dieselbe Rechnung durchführt, so ergibt sich, daß der höchste beobachtete Sauerstoffverbrauch von 0,67 mg pro Tier und Stunde (im Licht) durch 51 ccm gedeckt werden würde, d. h. durch das 0,85 fache des Tiervolumens.

Für Cucumaria würde der Bedarf von 0,14 mg Sauerstoff pro Tier und Stunde durch 13 ccm oder ziemlich genau das einfache Tiervolumen pro Stunde gedeckt werden.

Für Collozoum erscheint der Lebensraum ungewöhnlich groß, er beträgt das 144 fache des Tiervolumens und man könnte zu dem Schluß verleitet sein, daß, wenn es einem Collozoum möglich ist das 144 fache eigene Volumen in einer Stunde sauerstofffrei zu machen es etwa auch einer Salpa tilesii möglich sein könnte, ihr 170-faches Volumen in einer Stunde aller Planktonorganismen zu berauben. Aber diese beiden Zahlen sind in keiner Weise miteinander vergleichbar, denn es ist natürlich ein gewaltiger Unterschied, ob ein Gas resorbiert werden soll, daß sich sofort gleichmäßig in dem gegebenen Volumen verteilt, wenn

an irgend einer Stelle ein bestimmtes Quantum entnommen ist, oder ob Organismen gefangen werden sollen. Da für den Erfolg des Fanges der Organismen die einfache Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens der Fangobjekte mit dem fangenden Tier maßgebend ist, ebenso wie für die Resorption des Gases die Häufigkeit des zusammentreffens eines Gasmoleküls mit der Oberfläche des resorbierenden Organismus, so ist für das Gas die völlige Entfernung aus einem gegebenen Flüssigkeitsvolumen in dem Maße wahrscheinlicher, bzw. geht rascher vor sich, wie die Geschwindigkeit der Bewegung der Gasmoleküle jene der Organismen übertrifft, also um das mehrtausendfache.

Das große Sauerstoffbedürfnis der Collozoen ist ein Spezialfall des allgemeinen Satzes, der an anderer Stelle näher begründet werden soll, daß die Intensität des Stoffwechsels der Organismen mit abnehmender Größe nach einem bestimmten Gesetze wächst. Diese Steigerung des Stoffumsatzes mit abnehmender Größe hat qualitativ Vernon schon erkannt.

Tabelle V.

	Sauerstoffverbrauch mg	Der verbrauchte Sauerstoff ist enthalten in ccm	Volumen des Tieres ccm	Der verbrauchte Sauerstoff ist enthalten in den x-fachen Tiervolumen x =	Der minimale stündliche Lebensraum enthält Kohlenstoff in komplexen Verbindungen mg
Collozoum	0,111	14,4	0,1	144,0	0,94
Adamsia	0,205	21,6	11,0	1,96	1,41
Rhizostoma	0,808	105,0	80,0	1,32	6,85
Carmarina	0,300	39,0	32,4	1,20	2,53
Cestus	0,288	37,5	73,0	0,51	2,43
Pterotrachea	0,700	91,0	57,0	1,60	5,90
Tethys	2,690	350,0	152,0	2,30	22,8
Ciona	0,244	31,8	10,0	3,18	2,07
Salpa pinnata	0,036	4,7	3,1	1,51	0,31
Salpa tilesii	0,159	20,7	80,0	0,26	1,34

Es entsteht die Frage, ob der „Lebensraum“ wie wir ihn bisher definiert haben, also das Volumen, das den Sauerstoffbedarf einer

Stunde zu decken imstande ist, auch hinreicht, um den übrigen Stoffbedarf der Tiere zu decken.

Um dies zu entscheiden sind die Werte der letzten Kolumne in Tabelle V berechnet, welche angeben, wieviel Kohlenstoff in komplexen Bindungen in dem minimalen stündlichen Lebensraum enthalten ist. Die Mengen, die sich hier finden, sind faßt 30 mal größer als jene, die wir als Kohlenstoffbedarf der Tiere aus ihrem Sauerstoffverbrauch berechneten. Wir müssen uns aber erinnern, daß bei dieser Berechnung gleich betont wurde, daß es sich um die Festsetzung eines Minimalwertes handelt, da wir ja nur auf die Kohlenstoffmengen schließen konnten, die oxydiert wurden, während wir für Spaltungen, die eine gewaltige Rolle im Stoffwechsel spielen konnten, keinen Indikator im Sauerstoffverbrauch hatten.

Nur für zwei Tiere, für Suberites und Cucumaria können wir auf Grund der Untersuchung des Gesamtstoffwechsels zeigen, um wie viel zu gering die Annahmen über den Kohlenstoffbedarf der Tiere waren, die oben gemacht wurden, wie sehr also alle Argumente, die dort vorgebracht wurden, a fortiori Geltung haben.

Für Suberites würden wir auf Grund seines Sauerstoffverbrauchs von 0,67 mg pro Tier und Stunde einen Kohlenstoffbedarf von 0,22 mg berechnen, während die direkte Bestimmung einen Umsatz von 0,92 mg, also mehr als viermal so viel ergab. Bei Cucumaria würde aus dem Sauerstoffverbrauch von 0,14 mg pro Tier und Stunde auf 0,05 mg Kohlenstoffbedarf geschlossen werden, während er in Wirklichkeit 0,4 mg betrug, also sogar das achtfache des angesetzten Wertes.

Nehmen wir aber auch für die übrigen Tiere an, daß ihr Kohlenstoffbedarf um das fünf- oder sechsfache höher wäre, als wir angesetzt hatten, so bliebe trotzdem die im „Lebensraum" gebotene Kohlenstoffmenge noch fünf- bis sechsmal größer, als nötig, d. h. schon wenn nur 17 bis 20 % der gebotenen Verbindungen von einem bestimmten Tier ausgenutzt werden können, reicht die Kohlenstoffmenge zur Ernährung hin.

5. Beobachtungen über die geformte Nahrung der Tiere.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Mehrzahl aller Tiere, wenn nicht sogar alle die nicht parasitisch leben, unter geeigneten Bedingungen geformte Nahrung aufnehmen, und solange nicht quantitative Bestimmung über die Menge der aufgenommenen geformten Nahrung einerseits, den Stoffbedarf in der Zeiteinheit

andererseits vorliegen, wird die Frage ob die aufgenommene geformte Nahrung zur Deckung des Stoffbedarfs hinreicht immer nur mit einer mehr oder minder großen Wahrscheinlichkeit beantwortet werden können.

Die wenigen Beobachtungen, die im folgenden zusammengestellt werden sollen, würden sich bei umfassenderem biologischen Wissen, als es dem Verfasser zu Gebote steht, sicher reichlich vermehren lassen; sie sollen nur darauf hinweisen, daß die Beispiele dafür, daß die geformte Nahrung unzureichend zur Deckung des Stoffbedarfs ist, mit den zwölf Tieren aus sechs Tierstämmen, die oben aufgeführt wurden, keineswegs erschöpft sind, daß vielmehr eine eingehende Untersuchung noch in den verschiedensten Gruppen des Tierreichs weitere derartige Fälle wird aufzeigen können.

Es wurde schon oben erwähnt, daß Brandt [1]) für Sphaerozoen angibt S. 90: „Fährt man hinaus, um Meerwasser, in dem man Sphaerozoen schwimmen sieht, mit dem Glase zu schöpfen, so findet man unter tausenden . . . vielleicht ein Exemplar, an welchem ein kleiner Krebs usw. festsitzt.“ Hier kann die geformte Nahrung, die gefangen wird, keinerlei Bedeutung haben.

Für die Polycladen (Seeplanarien) gibt Lang [2]) an, daß er bei Prosthiostomum Nahrungsstoffe in den Hauptdarm wie in die Darmäste habe eintreten sehen, und fährt dann fort S. 161: „Bei allen übrigen Polycladen habe ich weder im Hauptdarm noch in den Darmästen Nahrungsstoffe aufgefunden, deren Natur hätte erkannt werden können.“ Allerdings liegt dies nicht daran, daß die Tiere überhaupt keine geformte Nahrung aufnehmen, denn Lang sah bei Leptoplaniden wie sie sich ihrer Beute (Anneliden und Nemertiden) mit Hilfe ihres Pharynxs bemächtigten und sie offenbar gleich hier verdauten.

Wie andere Beobachtungen desselben Forschers aber zu zeigen scheinen (s. u.) wird der Darm in wesentlich anderer Weise benutzt, wie bei Tieren, die von geformter Nahrung leben.

Sehr auffällig und in unserem Zusammenhange beachtenswert ist Bürger's [3]) Beobachtung über den Darminhalt der Nemertinen. Er sagt S. 440: „Man trifft im Darm der Nemertinen äußerst selten

---

1) Brandt, Koloniebildende Radiolarien in „Fauna und Flora des Golfes von Neapel“, Bd. 13, Berlin 1885.

2) Lang, Die Polycladen (Seeplanarien) in „Fauna und Flora des Golfes von Neapel“, Bd. 11, Leipzig 1884.

3) Bürger, Nemertinen in „Fauna und Flora des Golfes von Neapel“, Bd. 22, Berlin 1895.

Nahrungsmassen oder Reste an; nur einige Male habe ich Teile von Krusten wahrgenommen. Anderen Forschern ist es ebenso ergangen."

Am erstaunlichsten aber sind DOHRN's Beobachtungen am Darme der Pycnogoniden (Pantopoden).

Im Innern dieses Darmes, der seine langen Divertikel in die Extremitäten hineinsendet, schwimmen in großer Zahl eigenartige Körper, die nicht von außen aufgenommen sind, sondern offenbar in einer, noch nicht ganz aufgeklärten Weise sich vom Darmepithel ableiten. Durch die Kontraktionen der Darmschläuche werden sie in beständigen unregelmäßigen Bewegungen erhalten.

S. 57: „Was aber die Verhältnisse vollends sehr schwer verständlich machte, ist die Abwesenheit jedweder Fäkalmasse. Trotz der tausendfachen Beobachtungen lebender Pycrogoniden unter dem Mikroskop habe ich nie den Austritt geformter Bestandteile aus dem After gesehen, auch nie gefärbte Flüssigkeiten im Afterdarm bemerkt."

Die Pantopoden sind im Besitze eines ungemein dichten Reusenapparates, der geformten Bestandteilen den Eintritt in den Darm überhaupt wehrt, so daß DOHRN zur Interpretation seiner Befunde sagt S. 57: „Es bleibt da eben nur die Vermutung übrig, daß feste Teile überhaupt nicht in den Darm gelangen, sondern von dem Reusenapparat entweder in solcher Weise zerkleinert werden, daß sie für die Verdauungssäfte ohne Rückstand auflösbar werden, oder aber schon vorher wieder entleert werden. Vielleicht auch dienen die Haare und Borsten der Lippen dazu, schon von vornherein derlei Stoffe auszusondern."

Auch bei Mollusken fehlt es nicht an Fällen, bei denen die Zoologie in Verlegenheit gerät, bei der Frage nach der Art der Nahrung. Die folgenden Daten sind SIMROTH's[2]) Darstellung der Mollusken entnommen.

Bei den Amphineura (Wurmmollusken) sagt SIMROTH bei den Aplacophora, daß für Chaetoderma die Nahrung wahrscheinlich in Schlamm bestünde, fährt aber fort S. 214: „Es ist aber schwer, sich einen klaren Begriff von der Art der Nahrungsaufnahme zu machen. Dafür, daß der ganze Darm, wie bei einem

---

[1]) DOHRN, Pantopoden in „Fauna und Flora des Golfes von Neapel", Bd. 3, Leipzig 1881.

[2]) SIMROTH, Molluska in BRONN's Klassen und Ordnungen, Leipzig 1892—1894.

Seeigel etwa, mit Schlick sich füllt, scheinen keine Tatsachen zu sprechen, er wird oft leer gefunden,[1]) oder doch nur mit geringem Inhalt."

Bei den Neomeniden scheint die Ernährung mit geformten Bestandteilen ähnlich spärlich und diese Gruppe umfaßt viele parasitische Formen.

Für die Polyplacophora, zu denen als bekannteste Vertreter die Chitoniden gehören, werden fast ausnahmslos nur mikroskopische Algen als Nahrung angegeben, besonders Diatomeen, deren Panzer sich im Darm und den Faeces finden. Wie wenig ausgiebig eine derartige Ernährung ist, wurde schon genügend betont.

Auch für die Klasse der Scaphopoden (Dentalium) sind die Angaben über geformte Nahrung sehr spärlich, im Darm findet man hauptsächlich Foraminiferen und Infusorien.

Eine ausführliche Untersuchung über die Nahrung der Meerestiere verdanken wir E. Rauschenplat,[2]) der in der Kieler Bucht eine große Anzahl, besonders wirbelloser Tiere auf ihren Darminhalt hin untersuchte. Für uns interessant sind diejenigen Formen, die Rauschenplat als Planktonzehrer aufzählt, denn bei der geringen Ausgiebigkeit dieser Art der Ernährung werden wir leicht den Verdacht haben, daß diese Formen noch einen anderen Nahrungszuschuß erhalten, eine Vermutung, die ja zunächst ganz unbegründet ist, aber als heuristisches Moment für die Wahl eines Untersuchungsobjektes nicht ohne Wichtigkeit ist.

Als Planktonzehrer führt der Verfasser auf:

Aurelia aurita L.	Mya, 2 Spezies
Scyphostoma	Cardium, 2 Spezies
Balanus, 2 Spezies	Tellina baltica L.
Mysis, 2 Spezies	Scrobicularia piperata Gmelin
Mytilus, 2 Spezies	Ascidia canina O. F. Müller
Cyprina islandica L.	Cynthia, 2 Spezies
Astarte borealis Chemnitz	

Bedeutsamer aber noch sind eine Reihe von Bemerkungen über vergebliche Bemühungen des Autors, bei einigen Tieren überhaupt Nahrungsreste in nennenswerter Menge nachzuweisen.

Bei Aurelia aurita erwähnt Rauschenplat, daß bei sehr vielen Exemplaren die Untersuchung ergebnislos war, und fährt dann fort

[1]) Von mir gesperrt.

[2]) E. Rauschenplat, Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Bd. 5, 1901, S. 85—151.



S. 46: „bei einigen habe ich in den Radialkanälen — immer nur spärlich — kleine Klumpen gefunden, die von Ceratien und anderen Planktonorganismen gebildet wurden.“

Für die Hydroidpolypen ist die Untersuchung ganz erfolglos gewesen. S. 46: „Von Cordylophora lacustris und Gonothyraea lovenii habe ich eine Reihe untersucht, aber nur im Innern eines Exemplars der ersteren Art zwei kleine Eizellen bemerkt.“ Eine spärliche Ausbeute, wenn man an den intensiven Sauerstoffbedarf denkt, den diese kleinen Formen wahrscheinlich haben werden.

„Auch über die Nahrung der Schwämme“ — sagt RAUSCHENPLAT — „kann ich keine Angaben bringen, da die Untersuchung der Amorphina panicea stets ergebnislos war und da ich auch in der Literatur keine diesbezüglichen Mitteilungen, die auf Beobachtungen und Untersuchungen fußen, gefunden habe.“ Gerade für diesen Stamm zeigen die Stoffwechseluntersuchungen völlig einwandfrei die Bedeutung der gelösten Stoffe für die Ernährung.

6. Die Ernährung der Tiefseeorganismen.

Ein besonderes Problem bildet die Ernährung der Tiefseeorganismen. Nachdem einmal die Tatsache festgestellt war, daß in den großen Tiefen der Weltmeere ein unerwartet reiches Tierleben herrscht, in Regionen, in denen die Produktion Kohlensäure assimilierender Organismen aus Mangel an Licht sicher keine Rolle mehr spielen kann, war die Frage nach der Nahrung der Bewohner dieses Lebensbezirkes unabweislich. Man suchte sie dadurch zu lösen, daß man sagte: die Algen der Lichtzone produzieren einen derartig gewaltigen Überschuß an organischer Substanz, daß dadurch nicht nur das Stoffgleichgewicht gegenüber dem Verbrauch der Tiere innerhalb desselben Niveaus gewährleistet ist, sondern daß die Masse der absterbenden Organismen, die in die Tiefe sinken und damit aus dem Stoffbestand der Lichtzone ausscheiden, zur Ernährung der Tiermenge in der gesamten Dunkelzone ausreichen.

Nach verschiedenen Richtungen erscheint diese Erklärung sehr problematisch: Es ist zunächst durchaus nicht bewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich gemacht, daß die Algen der Lichtzone mehr organische Substanz produzieren, wie die Tiere des Bezirks brauchen, vielmehr zeigen die vorangegangenen Kapitel, daß die Algen bei weitem nicht ausreichen, um auch nur einen geringen Teil des Nahrungsbedarfs der Tiere ihres Lebensbezirkes durch ihre Leibessubstanz direkt oder indirekt, auf dem Umwege über pflanzen-

fressende Tiere, zu decken. Ob lösliche Stoffwechselprodukte der Algen ernährungsphysiologisch eine Rolle spielen, soll an anderer Stelle erörtert werden, hier handelt es sich nur um die Feststellung der Tatsache, daß die Körper der Organismen eine völlig unzureichende Stoffquelle sind.

Will man aber wirklich annehmen, daß ständig eine erhebliche Menge absterbender Organismen in die Tiefe sinkt, so ist es weiter sehr unwahrscheinlich, daß diese Leichen überhaupt in erhebliche Tiefen, 3000—6000 m, kommen, denn bei der äußerst geringen Sinkgeschwindigkeit mikroskopischer Wesen würden sie zu dem Wege recht lange brauchen und bei dem hohen Bakteriengehalt des Meeres — ca. 1000 Keime pro 1 ccm — würde die absinkende Leiche längst von Spaltpilzen (und Sproßpilzen) überwuchert und gelöst sein, so daß höchstens die Reste, die für die Planktonbakterien unzugänglich wären, in die Tiefe gelangen könnten, also von allen die Hartgebilde, eine Gabe, mit der die Tiefseetiere auch nichts anfangen können.

Wenn wir dagegen sehen, daß der bei weitem größte Teil des Nahrungsbedarfs der Tiere durch Aufnahme gelöster Stoffe gedeckt wird, so besteht keinerlei Schwierigkeit für die Stoffquellen der Tiefsee: die gelösten Kohlenstoffverbindungen, die im Oberflächenwasser nachgewiesen werden konnten, werden mit größter Wahrscheinlichkeit in annähernd gleicher Menge in der Tiefsee vorhanden sein, wohin sie durch Diffussion und Strömungen bei unbegrenzt zu Verfügung stehenden Zeiträumen mit Notwendigkeit gelangen müssen, und dort wie hier eine ungeheuer ergiebige Quelle der Nahrung bilden.

7. Die Organe zur Aufnahme gelöster Stoffe.

Es ist kein allgemeines Postulat, daß für eine Funktion, selbst wenn sie eine so bedeutende Rolle spielt, wie die Aufnahme gelöster Stoffe für die gesamte Ernährung der Wassertiere, ein besonderes Organ vorhanden sein müßte. Eine Differenzierung der einzelnen Gewebe eines Organismus muß nicht notwendig in bezug auf alle Funktionen bestehen, und vor allem braucht sie nicht morphologisch zum Ausdruck zu gelangen. Die Fähigkeit, gelöste Stoffe aufzunehmen und im Stoffwechsel zu verwerten, ist ja eine ganz allgemeine, die auch den höchst differenzierten Zellen, z. B. im Nervensystem und den Sinnesorganen der Säugetiere ebenso zukommt, wie den primitivsten Protozoen oder Bakterien. Freilich entnehmen die ersteren der genannten Zellen ihre Nahrung nur aus den umgebenden Körperflüssigkeiten, während Protozoen und Bakterien direkt aus

dem umgebenden Medium die Nahrung schöpfen. In dieser letzteren, primitiven Weise nehmen nun ja auch, wie im vorhergehenden gezeigt ist, eine große Menge von Tieren ihre gesamte Nahrung, oder doch deren überwiegenden Teil auf, es bildet für diese Wesen gewissermaßen das Meer die Lymphe, von der sie leben. Bei den primitivsten Formen der Vielzelligen, bei den Schwämmen, besteht ebensowenig wie bei den Protisten eine morphologisch nachweisbare Differenzierung bestimmter Teile, denen man eine besonders lebhafte Stoffaufnahme zuschreiben dürfte, aber schon bei den Cnidarien treffen wir auf Einrichtungen, die offenbar in naher Beziehung zur Stoffaufnahme stehen.

Von der durchaus anthropomorphen Vorstellung, daß die Aufnahme des Sauerstoffs von der Aufnahme anderer gelöster Stoffe stets getrennt sein müßte, wie es bei den Säugetieren in dem funktionellen Unterschied von Darm- und Lungenresorption der Fall ist, müssen wir uns gründlich frei machen, und ein für allemal mindestens als möglich ansehen, daß eine resorbierende Fläche, die wir nach äußerlichen Analogien für die Aufnahme gelöster Nahrung exklusive Sauerstoff bestimmt haben würden, auch Sauerstoff aufnehmen könnte, ebenso wie physiologisch nichts im Wege steht, bei Organen, deren Funktion nach der üblichen Annahme die Aufnahme von gelöstem Sauerstoff aus dem Wasser ist (Kiemen), an Leistungen im Dienste der allgemeinen Stoffzufuhr zu denken.

Für ein Organ, dem wir auf Grund seines Baues eine Beteiligung an der Aufnahme gelöster Stoffe aus dem umgebenden Medium zubilligen sollen, müssen zwei Bedingungen erfüllt sein: die Zellen, die in direkter Berührung mit dem Medium stehen, dürfen nicht durch cutikulare Bildungen bedeckt sein, sondern müssen freie, resorptionsfähige Oberflächen haben, und die Oberflächen müssen mit einem Wasserstrom in Berührung kommen, der dafür sorgt, daß immer neue Nährlösung zugeführt wird. Die erste dieser Bedingungen ist nicht erfüllt, wenn Kalkpanzer, Chitinschichten, Cellulosemäntel usw., wie bei vielen Echinodermen, Mollusken, Krebsen und Tunicaten, die ganze äußere Oberfläche oder doch große Teile bedecken. In diesen Fällen werden wir besondere Einrichtungen für die Stoffzufuhr erwarten, während Tiere mit nicht cutikularisierter Oberfläche durch alle Zellen der Deckschicht Stoffe aufnehmen können, und dabei, bei gleichem Stoffbedarf, weniger ausgebildete Spezialorgane für Stoffaufnahme brauchen würden. Gehen wir von dem Organ aus, das bei Säugetieren die Aufnahme gelöster Stoffe besorgt, vom Darm, so können wir für eine Reihe von Fällen

seine Beteiligung an der Aufnahme gelöster Stoffe aus dem Seewasser bei Wirbellosen wahrscheinlich machen.

Im Stamme der Cnidarien bieten unter den Anthozoen die Octokorallen (Alcyonaceen) gleich ein interessantes Beispiel dieser Art. Beobachtungen über die Aufnahme geformter Nahrung z. B. bei Alcyonium sind mir nicht bekannt und ich kann mich auch nicht entsinnen, je Nahrungsreste innerhalb der Alcyonaceenstöcke gefunden zu haben, statt dessen zeigen die anatomischen Verhältnisse und die Beobachtung an lebenden, daß hier durch den „Darm“ beständig ein lebhafter Wasserstrom zirkuliert. Bei sonst geschlossenem Ingestionsrohr bleiben dorsal und ventral je eine Öffnung, in denen durch Streifen von Flimmerepithel Strömungen erzeugt werden, deren eine in das Innere gerichtet ist, während die andere Wasser nach außen zurückbefördert. So besteht also ein lebhafter Flüssigkeitsstrom, der tief in die Gastralräume der Polypen hineinreicht, wie man aus der Länge der flimmernden dorsalen Gastralfilamente entnehmen kann. Außerdem aber kommen, wie Hickson für Alcyonium digitatum beobachtet hat, noch große Volumänderungen des ganzen Stockes vor, der im Laufe einiger Stunden sein Volumen um das Doppelte vermehrt und vermindert, durch Aufnahme und Abgabe von Wasser.

Bei einer größeren Anzahl von Alcyonarien (z. B. Heteroxenia und den Pennatuliden) besteht ein Dimorphismus der Polypen, von denen eine große Anzahl verkümmert ist und nur die Einrichtungen zur Erzeugung eines lebhaften Wasserstromes hat, Haeckel's sog. „Trinkpersonen“.

So ungünstig also diese Tiere in bezug auf den Gewinn geformter Nahrung gestellt sind, so gut sind die Einrichtungen, die ihnen durch stete Berührung mit immer neuem Seewasser große Mengen gelöster Nahrung zuführen könnten.

Bei den Actinien kann man sehr leicht beobachten, wie bedeutende Wassermengen sie in ihren Darm aufnehmen und bei Reizung entleeren, es ist oft mehr als das Volumen des ganzen Tieres beträgt, dessen Gewebe im Zustande starken Wassergehaltes des Gastralraumes stark gedehnt und durchscheinend sind.

Für die Rhizostomeen, die wurzelmündigen Quallen, genügt wohl der Hinweis darauf, daß geformte Bestandteile, wie oben gezeigt, sicher nicht in annähernd genügender Menge die feinen Mündungen des Gastrovaskularapparates passieren können, daß aber die besonders durch die Mundkrausen außerordentlich vergrößerte

Gesamtoberfläche hinreichende Gelegenheit zur Resorption gelöster Nahrung bietet.

Im Licht dieser Vorstellungen ist auch die Ernährung der Strobila der Arcraspeden verständlich: Zu einer Zeit, wo die dauernde Produktionen einer Menge Ephyren sicher sehr große Anforderungen an die Stoffzufuhr stellt, wird bei jeder Strobilation die sog. „Verdauungshöhle“ verklebt und durchschnürt, um die Qualle abstoßen zu können. Wie könnte die Strobila sich in dieser Zeit durch Aufnahme geformter Nahrung erhalten und die geforderten Mengen organischer Substanz neu bilden, die ihre ursprüngliche Masse wohl um das Mehrfache übertreffen?

Bei Polycladen hat LANG im Gastrovaskularsystem lebhaften Wasserwechsel beobachtet.

Bei Pseudoceriden wird häufig mit kräftigem Strahl eine schmutzige Flüssigkeit aus dem Pharynx durch Kontraktion des Hauptdarmes entleert. Nach der Entleerung füllt sich der Hauptdarm prall mit Seewasser an. Bei einigen weiteren Formen scheint in anderer Weise eine Durchspülung des Gastrovaskularsystems mit Seewasser stattzufinden, denn bei Yungia und Cycloporus fand LANG, daß im Bereich des Netzwerkes der Darmäste eine große Anzahl von Darmdivertikeln gegen die Körperoberfläche treten, wo sie sich frei öffnen, bei Yungia auf der Dorsalseite, bei Cycloporus am Körperrande. Nach dem Bau der Öffnungen vermutet LANG, daß bei Yungia der Durchtritt von Körpern nur von außen nach innen, bei Cycloporus von innen nach außen erfolgen könne (bei letzterer Form wurde die Entleerung von Nahrungsresten durch die Poren beobachtet). Jedenfalls scheinen hiernach Einrichtungen vorhanden zu sein, die einen lebhaften Wasserwechsel im Gastrovaskularapparat ermöglichen, weshalb auch LANG (wie GRAFF für Rhabdocoeliden) bei den Polycladen eine „respiratorische Funktion“ des Darmes annimmt, was ja nur in anderen Worten dasselbe ist wie: der Darm ist hier dazu geeignet, gelöste Stoffe aus dem Seewasser aufzunehmen.

In diesem Zusammenhange muß auch auf einige Einrichtungen hingewiesen werden, die im Bereich des Darmes liegen und offenbar derart funktionieren, daß sie immer erneuerte Wassermengen mit der Darmschleimhaut in Kontakt bringen.

Bei Capitelliden beschreibt EISIG,[1]) daß der ganze Darm

[1]) EISIG, Capitelliden in „Fauna und Flora des Golfes von Neapel“, Bd. 16, Berlin 1887.

mit einem Kanalsystem ausgerüstet ist, das vom After bzw. der Hinterdarmrinne beginnend in den Nebendarm führt und aus diesem in den Vorderdarm übergeht. Am stärksten sind diese Einrichtungen bei Capitella, der die Kiemen fehlen, die bei anderen Formen offenbar dieselbe Funktion leisten, wie solche Nebendarmeinrichtungen.

Bei Capitella beschreibt Eisig, daß sich der Hinterdarm häufig rhythmisch kontrahiert, und daß durch diese Pumpbewegungen Strömungen im Darm entstehen, die bis in den Bereich des Nebendarmes hin zu verfolgen sind. Die Bedeutung dieser Apparate für die Resorption gelöster Stoffe aus dem Meerwasser hat Eisig durchaus erkannt, wenn er natürlich auch nur an Resorption von Sauerstoff denkt. Ähnliche Einrichtungen sieht er in dem Nebendarm der Gephyreen und bei Echinodermen in jenem der Echiniden, die alle geeignet erscheinen, größere Wasserquantitäten in den Darm zu befördern.

Anders ist ein Organ gestaltet, daß Simroth bei Dentalium beschreibt: die sog. „Rectaldrüse", der er eine Funktion im Dienste der Atmung, d. h. also im Dienste der Resorption gelöster Stoffe aus dem umgebenden Medium, zuschreibt. Mit dem Enddarm, der einen dünnwandigen Sack darstellt, und regelmäßige „Schluckbewegungen" ausführt, steht ein Organ in Verbindung, das drüsenartig aussieht, in der Tat aber aus einer Menge von Schläuchen besteht, die ein stark flimmerndes Epithel und keine Drüsenzellen enthalten, das also gute Bedingungen zur Durchströmung mit Wasser bietet, das durch die Tätigkeit des Enddarms sich stets erneuert.

Morphologisch ganz etwas anderes, aber vielleicht funktionell ähnlich, ist das verwickelte System von Kanälen des Schneckenfußes, in das die Tiere große Wassermassen aufnehmen können. Wenn wir erfahren, daß Natica etwa das 3fache ihres eigenen Volumens an Wasser in diesem Kanalsystem bergen kann, und zur Aufnahme dieses Wasserquantum nur wenige Minuten braucht (Schiemenz), so liegt, falls man den hier entwickelten Gedankengängen folgen will, die Vermutung nahe, daß derartige Mengen einer, wenn auch sehr verdünnten, Nährlösung, in unmittelbarste Berührung mit der Muskulatur des Fußes gebracht, nicht gleichgültig für die Ernährung sein dürften.

Vorzügliche Bedingungen für die Aufnahme gelöster Stoffe aus dem Wasser bieten natürlich die Kiemen. Daß die Annahme,

durch diese Organe würde nur Sauerstoff aufgenommen, jeder sachlichen Begründung entbehrt, wurde schon oben angedeutet.

Einen Weg zur Prüfung der Frage, ob bei Tieren mit stark entwickelten Kiemen der Sauerstoffverbrauch stärker ist, wie bei solchen ohne derartige Einrichtungen, bietet die Vergleichung des Sauerstoffbedarfes bei etwa gleich großen Tieren.

Wir wollen ihn für eine Ctenophore: Forskalia und eine Ascidie: Ciona durchführen.

Das Lebendgewicht und damit auch ungefähr die Größe beider Tiere ist nicht sehr verschieden, es beträgt für Forskalia 15,9 für Ciona etwa 12 g.

Der Sauerstoffverbrauch pro Tier und Stunde beträgt für Forskalia 0,3 mg, für Ciona 0,244 mg. Die Ascidie, deren Kiemenapparat so extrem entwickelt ist, wie wohl in keiner anderen Klasse, braucht also weniger Sauerstoff, wie die Ctenophore gleicher Größe, die keinerlei besondere Kiemeneinrichtungen besitzt.

Um von der absoluten Leistung des Organs eine Vorstellung zu bekommen, mußte als Vergleichswert der Sauerstoffverbrauch der einzelnen Tiere verglichen werden, obgleich die Substanzmenge, welche sie repräsentieren, eine höchst verschiedene und bei Ciona eine viel größere ist, so daß bei gleichem Sauerstoffverbrauch der organischen Trockensubstanz für Ciona und Forskalia, die erstere pro Tier einen viel höheren Sauerstoffbedarf hätte haben müssen.

Die Größe des Sauerstoffbedarfs steht bei den Ascidien in gar keinem Verhältnis zu der gewaltigen Entwicklung der Kiemen dieser Tiere.

Dasselbe gilt für einen Vergleich zwischen Rhizostoma und Salpa tilesii. Hier ist die Vergleichung noch besser durchführbar, denn nicht nur das absolute Gewicht, sondern auch der Gehalt an Trockensubstanz stimmt bei beiden Tieren sehr nahe überein, und auch hier hat die Qualle ohne Kiemen mit 0,808 mg Sauerstoffverbrauch pro Tier ein wesentlich höheres Sauerstoffbedürfnis als Salpa tilesii mit 0,159 mg O-Verbrauch pro Tier und Stunde.

Wenn wir aber „Kiemen“ oder kiemenartige Gebilde als Organe der Aufnahme gelöster Nährstoffe ansehen, so ist uns für viele Tiere verständlich, wie sie ihren hohen Stoffbedarf decken, denn da die Menge gelöster organischer Verbindungen in der Volumeneinheit des Meeres jene des gelösten Sauerstoffs so bedeutend übertrifft (s. o.), so wird bei genügender Sauerstoffversorgung stets auch die genügende Menge gelöster Nahrung in der Natur geboten werden.

Im Aquarium können sich allerdings diese Verhältnisse ändern, wenn durch zu starke Besiedelung, wie sie ja stets gegenüber dem Meere besteht, der Gehalt an gelösten organischen Verbindungen quantitativ und qualitativ Veränderungen erfährt, so daß dann auch bei der besten Durchlüftung die Tiere eingehen können.

8. Die Bedeutung der geformten Nahrung und der Därme.

Es könnte durch die Ausführungen der vorangehenden Abschnitte scheinen, als sollte hier die Behauptung vertreten werden, daß die geformte Nahrung in der Ernährungsphysiologie der Wassertiere überhaupt keine Rolle spielte. Das wäre natürlich durchaus verfehlt. Für eine große Anzahl von Tieren liegt z. Z. wenigstens kein hinreichender Grund vor, anzuzweifeln, daß sie ihre Nahrung ausschließlich in Form ganzer Organismen gewinnen.

Besonders ist bisher für kein erwachsenes Wirbeltier die Annahme erschüttert, daß sie sich lediglich durch Aufnahme geformter Nahrung erhalten. Auch für die Cephalopoden wird man vorläufig kaum etwas anderes annehmen müssen.

Aber auch abgesehen hiervon, sind wir nicht berechtigt, der geformten Nahrung, die ja auch von den Organismen aufgenommen wird, von denen im vorstehenden gezeigt wurde, daß sie damit nicht auskommen können, jede physiologische Bedeutung abzusprechen.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, in welcher Weise ein selbst prozentual geringer Zuschuß von hoher Bedeutung sein kann. Möglich ist es ja, daß bei vielen Tieren der aufgenommenen geformten Nahrung wirklich keine höhere Bedeutung zukommt, als etwa der entsprechenden Nahrungsaufnahme der insektenfressenden Pflanzen, von denen wir ja wissen, daß sie auch ohne diesen Zuschuß normal gedeihen können. Ob das der Fall ist, und bei welchen Tieren die geformte Nahrung derart belanglos ist, können nur Versuche mit Aufzucht der betreffenden Tiere unter Ausschluß geformter Nahrung, also etwa in filtriertem Seewasser, lehren.

Wollen wir uns eine physiologische Funktion für die geformte Nahrung vorstellen, so müssen wir daran denken, daß vielleicht in ihnen Stoffe in hoher Konzentration enthalten sind, die das Meer nur sehr spärlich enthält und daß auf diese Weise Tieren, die vielleicht nicht die Fähigkeit einer derartigen Anreicherung haben, der wertvolle, lebenswichtige Stoff zugänglich gemacht wird. Da keine positiven Anhaltspunkte hierfür bis jetzt vorliegen, mag dieser Hinweis genügen.

Vielleicht handelt es sich auch darum, einen Nährstoff in einer bestimmten Bindung zu erhalten.

Wir werden hier in erster Linie an den Stickstoff zu denken haben. Der Stickstoffbedarf ist, nach den bisher vorliegenden Erfahrungen, für die Wirbellosen des Meeres meist sehr gering. In der Leibessubstanz der Tiere treten Kohlenstoff und Stickstoff etwa in der Häufigkeit von 10:1 auf, während unter den Stoffwechselprodukten der Stickstoff einen außerordentlich viel geringeren Anteil ausmacht, z. B. bei Suberites 1:6. Es wird also Stickstoff im Betriebsstoffwechsel gespart, und schon ein geringer Zuschuß kann vielleicht von hoher Lebenswichtigkeit sein.

Wenn man aber erwägt, eine wie geringe Leistung die Därme (Gastralräume usw.) bei Wirbellosen, die vom Mikroplankton leben, in bezug auf die Verarbeitung der geformten Nahrung oft zu vollbringen haben, so wird man sich fragen müssen, ob ihnen nicht eine andere wesentliche Funktion zufällt. Wie jede resorbierende Fläche prinzipiell gleich geeignet für Resorption von Sauerstoff und von anderen gelösten Stoffen ist, so liegt auch weiter bei jedem Organ, das auf lebhafte Stoffentnahme aus dem Medium eingerichtet ist, die weitere Vermutung nahe, daß nicht nur bestimmte Stoffe (Nahrungsstoffe) aus dem Medium aufgenommen werden, sondern daß auch andere Stoffe (Stoffwechselprodukte) durch dieselbe Fläche aus dem Körper in das umgebende Medium ausgeschieden werden können. Daß tatsächlich bestimmte Stoffe in den Darm ausgeschieden werden, ist ja eine allgemein bekannte Tatsache, und so muß man immer daran denken, daß ein gut entwickelter Darm ebenso als Ausscheidungs- wie als Resorptionsorgan dienen kann.

9. Die Ernährung aus Nährlösungen.

Die vorstehenden Untersuchungen führen zu dem erstaunlichen Resultat, daß eine große Zahl wirbelloser Tiere imstande ist, sich aus Nährlösungen zu ernähren, wie wir es bisher nur bei Pflanzen, einschließlich Pilzen und Bakterien zu sehen gewohnt sind.

So auffallend auf den ersten Blick eine derartige Behauptung scheint, verliert sie durch eine allgemein physiologische Betrachtung ganz ihr Ungewohntes. Für die einzelnen Zellen mehrzelliger Organismen kennen wir ja fast nur eine Ernährung durch gelöste Stoffe. Mit Ausnahme der Darmzellen einiger niederer Wirbellosen ist bei den meisten Zellgattungen der Metazoen die Fähigkeit, ge-

formte Nahrung aufzunehmen, überhaupt völlig verloren gegangen, nur die Leukocyten und bestimmte Blutgefäßendothelien im Bereich der Lymphdrüsen sind der Phagocytose fähig, und auch bei ihnen scheint es mehr als fraglich, ob diese Fähigkeit eine Bedeutung für ihre Ernährung hat.

Die Gewebszellen nehmen ihre Nahrung aus der Nährlösung der Körperflüssigkeiten auf, und nur für den Organismus als Ganzes sind wir gewohnt, die Aufnahme geformter Nahrung zu sehen. In der Verdauung wird diese dann gelöst, um resorptionsfähig zu werden.

In einer Reihe von Stämmen des Tierreiches aber kennen wir ganze Gruppen von Organismen, die eine Ernährung durch geformte Nahrungsstoffe aufgegeben haben und nur noch gelöste Nahrung zu sich nehmen: die Parasiten, die sich von den Körperflüssigkeiten ihrer Wirte ernähren. Unter den Parasiten haben wir einerseits ganze Klassen, die lediglich parasitisch leben, andererseits aber Formen, deren nahe Verwandte frei leben. Die letzteren sind in diesem Zusammenhange die interessanteren, denn sie legen den Gedanken nahe, daß der Unterschied in der Art der Ernährung beider Formen wohl schwerlich ein fundamentaler sein kann, daß man vielleicht nur quantitative Unterschiede desselben Ernährungsmodus vor sich hat, indem die Parasiten aus einer konzentrierteren, die frei lebenden Formen aus einer verdünnteren Nährlösung leben. Unter den Protozoen liefern die Klassen der Gregarinen und Sporozoen ausschließlich Parasiten, unter den Ciliaten dagegen stehen neben einer großen Zahl frei lebender Formen einige wenige Parasiten, wie Nycthoterus, Balantidium und Opalina, von denen die letztere Form besonders wichtig ist, da der Mangel eines Cytostoms deutlich zeigt, daß Aufnahme geformter Nahrung unmöglich ist, während bei den anderen aufgezählten Formen, sowie bei den parasitischen Ciliaten des Wiederkäuermagens dieser Beweis erst besonders erbracht werden müßte.

Unter den Nematoden haben wir neben den parasitischen Formen die freilebenden Anguilluliden, z. B. das Essigälchen, Kleisterälchen usw. Fast ganz isoliert steht unter den Mollusken der Fall des sehr weit vorgeschrittenen Parasitismus des Entoconcha mirabilis Joh. Müll., und einiger verwandter Formen, die in Synaptiden oder anderen Echinodermen leben und ein interessantes Beispiel geben, daß auch für einen Prosobranchier die einfache Ernährung aus Nährlösungen möglich ist.

Im Stamme der Arthropoden läßt sich die Entwicklung des Parasitismus bei den Copepoden sehr schön verfolgen, von Formen

angefangen, die erst geringe Umbildungen durch die entoparasitische Lebensweise erfahren haben, z. B. Verkümmerung der Mundwerkzeuge, bis zu den extremen Formen, wie Sacculina, die alle ausschließlich von gelöster Nahrung leben.

Wenn an so vielen Stellen des Tierreichs, bei Protozoen, Plathelminthen, Würmern, Mollusken und Arthropoden sich Formen finden, die mit Sicherheit nur gelöste Nahrung erhalten können, so verliert die Annahme, daß auch bei den frei lebenden Formen dieser Ernährungsmodus eine bedeutsame Rolle spielt, sehr viel von der Unwahrscheinlichkeit, die ihr nur deshalb zuzukommen scheint, weil sie uns zwingt, über ein ganzes Gebiet von Naturerscheinungen umzudenken.

Die Nährlösung, aus der die Parasiten aus erster Hand ihre Nahrung schöpfen, ist wahrscheinlich wesentlich konzentrierter, als jene, die den frei lebenden Formen zu Gebote steht, womit wohl die außerordentlich intensive Produktion an Leibessubstanz in Beziehung steht, die bei den Parasiten allgemein zu beobachten ist und sich teils in raschem Wachstum, teils in äußerst abundanter Produktion von Geschlechtszellen äußert.

Das Meer stellt also für sehr viele Tiere eine Nährlösung dar, aus deren unerschöpflichem Reservoir sie beständig ihre Nahrung entnehmen.

10. Wie kann man beweisen, daß ein Tier gelöste Nahrung braucht?

Der Beweis dafür, daß ein Tier gelöste Nahrung braucht, oder gar der stärkere, daß es geformte Nahrung entbehren kann, ist in den verschiedenen Fällen sehr verschieden schwer zu erbringen.

Vielleicht wird man unterscheiden müssen zwischen der Möglichkeit, den Betriebsstoffwechsel allein durch gelöste Stoffe zu decken ohne Zuwachs der Leibessubstanz, und der weiteren Möglichkeit, ohne geformte Nahrung neue Substanz anzubauen, zu wachsen, Geschlechtsprodukte zu bilden, sich zu vermehren, also der Verwendung der gelösten Stoffe im Baustoffwechsel.

Am einfachsten ist ja der Nachweis, daß eine Ernährung ohne geformte Nahrung stattfindet, dann, wenn eine strukturelle Unmöglichkeit zur Aufnahme geformter Teile besteht, wie bei einer Reihe von Parasiten (s. o.). Es sei nur nebenbei bemerkt, daß auch bei diesem Schluß einige Vorsicht am Platze ist, wenn es sich um be-

stimmte Entwicklungszustände handelt, die nicht lange dauern, und bei denen der Betriebsstoffwechsel auf Kosten der Leibessubstanz erhalten wird. An eine derartige Möglichkeit wäre z. B. bei den Zwergmännchen der Rotatorien und Cirripeden mit obliteriertem, rudimentären Schlund und Darmkanal und in ähnlichen Fällen zu denken, in denen eine Entscheidung erst durch Untersuchung des tatsächlichen Stoffumsatzes in der Zeiteinheit möglich ist. Findet dagegen eine Zunahme der organischen Substanz in einem Stadium oder bei einem Tiere statt, das keine Nahrungsstoffe aufnehmen kann, oder erhält sich auch nur der Stoffbestand durch längere Zeit, so ist man sicher, daß Ernährung durch gelöste Stoffe erfolgt ist.

Eine Unmöglichkeit, irgendwelche geformte Nahrung aufzunehmen, besteht normalerweise wohl selten bei einem Tier, doch scheint der oben erwähnte Fall der Strobila der Acraspeden hierher zu gehören.

Experimentell läßt sich bei vielen Tieren ein Zustand schaffen, in den keine geformten Teile aufgenommen werden können.

Wenn z. B. bei Hydroidpolypen die ihrer Köpfchen beraubten Stammteile alles verlorene regenerieren, so ist, auch wenn der formbildende Prozeß wesentlich in der Umordnung vorhandener Zellelemente besteht, zu fragen, woher die Nahrung während der Regeneration genommen ist, und ob das Regenerat entsprechend ärmer an organischer Substanz ist, wie das Ausgangsmaterial.

Bei Pantopoden sah Dohrn, daß das Hinterende eines Tieres, das also keinerlei Mundwerkzeuge mehr hatte, wochenlang weiter lebte, doch liegen über den Stoffumsatz während dieser Zeit keine Beobachtungen vor. Die Prüfung der Bedeutung gelöster Nährstoffe an derartigen Präparaten, denen Nahrungsaufnahme unmöglich ist, erscheint als ein lohnendes Feld experimenteller Forschung.

In den meisten Fällen ist den Tieren in der Natur die Aufnahme geformter Nahrung wohl möglich, doch erscheint einer kritischen Betrachtung die gebotene Menge zu gering.

Ohne Kenntnis des Stoffumsatzes in der Zeiteinheit läßt sich in diesen Fällen der Nachweis der Ausnutzung gelöster Stoffe erbringen, wenn es gelingt, unter Ausschluß geformter Nahrung auf längere Zeit Gewichtskonstanz oder gar Zunahme zu erzielen.

Die Entfernung geformter Nahrung stellt sich am einfachsten für Tiere, die nur größere Organismen fressen, bilden dagegen die Wesen des Plankton die geformte Nahrung deren Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit geprüft werden soll, so muß das Versuchstier in filtriertem Wasser gehalten werden.

Die aufgezählten Möglichkeiten der Prüfung erfordern keine Stoffwechselversuche. Es wird in ihnen als Indikator für die Ausnutzung gelöster Stoffe der Baustoffwechsel genommen, für den man in der Gewichtsbestimmung, verbunden mit Analysen auf Wasser- und Salzgehalt der Tiere, die Menge der neugebildeten organischen Substanz bestimmen kann. Die Methode eignet sich also nur für noch wachsende (oder regenerierende) Tiere.

Will man ein Urteil darüber gewinnen, ob im Betriebsstoffwechsel andere als geformte Nahrungsstoffe Verwendung finden, so ist dazu die Kenntnis des Umsatzes in der Zeiteinheit nötig.

Eine erste grobe Orientierung gewährt die Kenntnis des Sauerstoffverbrauches, aus dem man wie oben gezeigt, eine Minimalmenge von Kohlenstoff berechnen kann, die in der Zeiteinheit umgesetzt sein muß.

Gelingt es, ein Tier längere Zeit im Aquarium zu erhalten und neben der Gewichtsabnahme bei Ausschluß geformter Nahrung von Zeit zu Zeit den Stoffumsatz zu ermitteln, so kann man vergleichen, ob der Gewichtsverlust, der aus dem Stoffumsatz gefolgert werden müßte, mit dem tatsächlich beobachteten übereinstimmt. Ist der wirkliche Gewichtsverlust beträchtlich kleiner, wie er sein sollte, so liegt die Annahme damit sehr nahe, daß gelöste Nahrung aufgenommen worden ist.

Am exaktesten würde sich natürlich der Nachweis des Verbrauches gelöster Nahrung gestalten, wenn es gelingt, mit einer bestimmten Verbindung, oder einem bekannten Gemisch von Verbindungen ein Tier zu ernähren und den Verbrauch direkt durch die Abnahme der Menge der gebotenen Stoffe zu belegen. Nach dieser Form des Beweises muß entschieden gestrebt werden, doch bieten sich ihr vorläufig noch viele technische Schwierigkeiten, die aber alle überwindlich erscheinen.

11. Zusammenfassung.

Überblicken wir noch einmal die Resultate, die in bezug auf die Frage nach der Form der Ernährung der Wirbellosen marinen Organismen gewonnen werden konnten, so können wir von einer Reihe von Tieren mit Sicherheit den Nachweis erbringen, daß geformte Nahrung nicht annähernd imstande ist den Stoffbedarf dieser Tiere zu decken.

Hierher gehören:

Protozoa	Collozoum
Porifera	Suberites
Cnidaria	Rhizostoma
	Cestus
Mollusca	Tethys
Tunicata	Ciona
	Salpa

Also Vertreter von fünf Stämmen des Tierreiches, die sieben verschiedenen Klassen angehören.

Sehr wahrscheinlich gemacht ist die hohe Bedeutung gelöster Nahrung für die folgenden Tiere:

Cnidaria	Adamsia
	Alcyonium
	Pennatuliden
	Carmarina
	Strobila der Acraspeden.
Mollusca	Pterotrachea
Echinodermen	Cucumaria
Plathelminten	Polycladen
Vermes	Nemertinen
	Capitelliden
Arthropoda	Pantopoden

Es werden danach auch in den Stämmen der Echinodermen, Plathelminten, Vermes und Arthropoden Formen mit vorwiegender oder ausschließlicher Aufnahme gelöster Nahrung vorhanden sein, und damit hätten wir solche Art der Ernährung in neun Stämmen des Tierreichs konstatiert, d. h. nach der üblichen Einteilung in allen Stämmen mit Ausnahme der Wirbeltiere.

Wie schon einmal betont, ist keineswegs a priori anzunehmen, daß alle Gruppen der großen Tierstämme, von denen einzelne Vertreter hier geprüft wurden, dieselbe Art der Ernährung zeigen. Höchst wahrscheinlich werden in manchen Stämmen biologische Reihen vorkommen, mit Tieren beginnend, die rein von gelöster Nahrung leben, für die der Zuschuß geformter Nahrung nichts bedeutet, über solche, die einen derartigen Zuschuß nicht ganz entbehren können, zu Formen, bei denen die geformte Nahrung die Hauptsache ist, unterstützt von geringen Mengen gelöster Stoffe, bis endlich zu Tieren hin, die rein von geformter Nahrung leben, wie die Vögel und Säugetiere.

Durch die Einsicht, daß die gelösten Stoffe als Nahrung niederer Tiere im Meere eine viel größere Bedeutung haben, wie die Leiber der Organismen, werden unsere gesamten Anschauungen über den Stoffwechsel dieser Wesen modifiziert werden. Die Ähnlichkeiten mit dem Stoffwechsel der Pflanze treten in unerwarteter Schärfe hervor: auch für die Wirbellosen sind fleischfressende Formen etwas höchst Seltenes, wenn auch wohl nicht so selten wie fleischfressende Pflanzen unter den chlorophyllhaltigen Organismen.

Ob die gelösten Stoffe, die den niederen Tieren als Nahrung dienen, soviel Energie enthalten, daß der Abbau durch Spaltungen und Oxydationen allein hinreicht, um den Energiebedarf der Tiere zu decken, oder ob hier in einer weiteren Analogie mit dem Stoffwechsel der Pflanze strahlende Energie ausgenutzt wird, um durch photochemische Prozesse aus den aufgenommenen gelösten Stoffen Substanzen von höherem Energiegehalt herzustellen, das ist eine Frage von so hoher prinzipieller Bedeutung, daß die wenigen Erfahrungen, die zu ihrer Erörterung gegenwärtig beigebracht werden könnten, nicht hinreichend zur Entscheidung sind. Sie werden an anderer Stelle als Material mitgeteilt werden. Jedenfalls erscheint es nach dem, was Untersuchungen in Neapel mir gezeigt haben, nicht mehr als eine Phantasterei, wenn auf die Möglichkeit derartiger Prozesse hier ausdrücklich hingewiesen wird.

Für die Anschauungen über den Stoffwechsel des Meeres, d. h. in erster Linie den Stoffwechsel der kleinen Planktonorganismen, wird diese Kenntnis der Bedeutung gelöster Nahrung gleichfalls die Notwendigkeit einer gründlichen Revision ergeben, denn es ist hiernach in keiner Weise mehr gerechtfertigt, die Fruchtbarkeit des Meeres als eine direkte Funktion der Masse der Algenkörper zu betrachten.

Die Frage, woher die großen Mengen gelöster Stoffe im Meere stammen, geht über den Rahmen des Problems der Ernährungsphysiologie der Wirbellosen, das hier behandelt wurde, hinaus, und läßt sich nur im Zusammenhange mit der allgemeinen Lehre vom Stoffhaushalt des Meeres erörtern, was in der folgenden Abhandlung geschehen soll.

Der Stoffhaushalt des Meeres.

Von

August Pütter, Göttingen.

(Der Redaktion zugegangen am 31. Mai 1907.)

Inhalt.

Einleitung.

Vom „Haushalt der Natur“ ist oft in der biologischen Literatur die Rede, ohne daß man wirkliche Bestimmungen der Größen findet, die hier in Betracht kommen.

Die Erkenntnis, daß nur quantitative Untersuchungen uns wirklich im Verständnis der Zusammenhänge fördern können, die zwischen der Lebenstätigkeit der einzelnen Organismengruppen bestehen, verdanken wir HENSEN, und ebenso danken wir diesem Forscher die Methoden, die uns gestatten, für den gewaltigsten aller Lebensbezirke, für das Meer, eine Kenntnis des Organismenbestandes zu gewinnen. In mancher Hinsicht sind HENSEN's ursprüngliche Methoden ergänzt worden und jeder derartige methodische Fortschritt hat einen Blick in neue ungeahnte Gebiete eröffnet, hat uns eine immer eindringlichere Vorstellung von der Gewaltigkeit des Lebens im Plankton des Meeres vermittelt.

Mit unendlichem Arbeitsaufwand ist der Organismenbestand der verschiedensten Meere zu verschiedenen Jahreszeiten erforscht, und wenn auch viel zu tun bleibt, so handelt es sich doch wesentlich um Ausarbeitung im einzelnen, eine generelle Orientierung über den Reichtum des Meeres an Organismen besitzen wir. Was dagegen noch vollständig fehlt, ist die Kenntnis des Stoffumsatzes dieser Organismen in der Zeiteinheit.

Nicht einmal über die Geschwindigkeit der Vermehrung haben wir genügende Kenntnisse und vollends über den Betriebsstoffwechsel, über den Nahrungsbedarf der Planktonorganismen, wie überhaupt der wirbellosen Meerestiere fehlt jede quantitative Angabe.

Wenn im folgenden der Versuch gemacht wird, in ein so gewaltiges unbekanntes Gebiet einzudringen, so geschieht es mit der vollen Überzeugung, daß in den Methoden und ihrer Durchführung, wie sie gehandhabt wurden, außerordentlich viel dringend verbesserungsbedürftig ist, und daß dem Verfasser wohl kaum Irrtümer erspart geblieben sein werden.

Die vorstehende Studie über die Ernährung der Wassertiere steht in engstem Zusammenhange mit den Untersuchungen, die hier mitgeteilt werden sollen, und deren Wert vielleicht darin liegen dürfte, daß in ihnen einige Methoden zur Anwendung gelangt sind, die bisher noch nicht für die Erforschung des Stoffhaushaltes im Meere nutzbar gemacht wurden.

I. Der Stoffbestand des Meeres.

Der Gehalt des Meeres an organischen Stoffen, und nur diese interessieren uns hier, besteht aus zwei Hauptkomponenten, aus geformten und gelösten Stoffen. In umfangreichen Untersuchungen sind die ersteren Gegenstand der Forschung gewesen, und für eine Reihe von Meeresteilen haben wir ein recht gutes Bild von der Menge und Art der Organismen, die zu einer bestimmten Jahreszeit diesen Teil des Stoffbestandes bilden.

Über eine Reihe gelöster Stoffe liegen gleichfalls ausgedehnte Untersuchungen vor, aber hier wird im folgenden gezeigt werden, daß eine höchst wichtige Stoffgruppe der Bestimmung bisher völlig entgangen ist.

a) Die Meeresorganismen.

Einer quantitativen Bestimmung ist zurzeit nur die Menge der Planktonorganismen zugänglich, die Masse der Fauna des Benthos läßt sich nicht ohne weiteres mit jener der Planktonorganismen vergleichen, doch ist es bei der relativ geringen Ausdehnung des Meeresbodens als Lebensbezirk, im Vergleich zur Gesamtmasse der Meere sehr unwahrscheinlich, daß ihre Menge und ihr Stoffumsatz eine bedeutende Rolle im gesamten Stoffhaushalt des Meeres spielen sollte. Wir wollen also versuchen, auf Grund des Studiums der Planktonorganismen und ihres Stoffwechsels uns ein Bild vom Stoffhaushalt des Meeres zu machen.

Die folgenden Angaben sind entnommen bzw. umgerechnet aus den Zahlen, die Lohmann für das Plankton von Syrakus mitteilt. Die Werte schienen am besten für die vorliegenden Zwecke, weil sie gut vergleichbar mit den Verhältnissen des Golfes von Neapel sind, auf den sich meine eigenen Untersuchungen beziehen, und weil in ihnen allein eine vollständige Ermittlung der Planktonmenge angestrebt ist, indem durch Filtration vermittels Filtrierpapier oder Seide auch die Masse der winzigen Organismen, die dem Planktonnetz entgehen, zur Bestimmung gelangten.

Von dem Volumen ist auf das Lebendgewicht geschlossen unter Annahme eines spezifischen Gewichts von 1,030. Die Trockensubstanz wurde zu 20,7 Proz. des Lebendgewichts angesetzt, ein Wert, der für die meisten Fälle wohl zu hoch ist, im Durchschnitt

Tabelle I.

	Zahl der Individuen	Volumen in cmm	Lebend-gewicht mg	Trocken-substanz mg
Diatomeen	1 100 500	10,2	10,60	2,20
Peri-dineen: Pyrocysteen	65	0,9	0,93	0,19
Peri-dineen: Gymnodinieen	404 250	0,66	0,68	0,14
Peri-dineen: Peridiniaceen	37 450	0,7	0,72	0,15
Andere Flagellaten	38 680	0,04	0,04	0,08
Halosphaera	7 760	0,7	0,72	0,15
Protophyten unsicherer Stellung	494 100	3,8	3,92	0,81
Rhizopoden	5 985	0,8	0,83	0,17
Flagellaten	264 400	0,27	0,28	0,06
Ciliaten: Tintinnen	19 830	0,06	0,06	0,01
Ciliaten: andere Ciliaten	35 295	?	—	—
Metazoen	17 325	34,7	36,00	7,50
Bakterien	785 000 000	0,8	0,83	0.17

aber gelten dürfte, wenn man von BRANDT's Untersuchungen ausgeht, und die Volumina, die durch Absetzenlassen der Planktonfänge ermittelt werden, als die 25fachen Werte der dichten Volumina ansetzt, die LOHMANN angibt.

Es beträgt dann die Menge der Trockensubstanz in 1000 Litern:

aus Protophyten	3,70	mg
aus Protozoen	0,24	„
aus Bakterien	0,17	„
aus Metazoen	7,48	„
Summa	11,59	mg.

Welcher Art die Verbindungen sind, die die Organismen enthalten, darüber unterrichten uns BRANDT's Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Planktonorganismen.

Für die Hauptvertreter der großen Gruppen von Planktonorganismen gibt er zusammenfassend den Gehalt der Trockensubstanz an Eiweiß, Kohlehydraten, Fetten, Chitin und Asche. Von den Diatomeen wurde Chaetoceras, von den Peridineen Ceratium tripos untersucht, als Vertreter der Metazoen gelangten Copepoden zur Analyse.

Die folgende Tabelle gibt die Zusammensetzung auf 100 Teile Trockensubstanz und auf 100 Teile aschefreie Trockensubstanz umgerechnet.

Tabelle II.

Zusammensetzung der häufigsten Planktonorganismen nach BRANDT.

a) auf 100 Teile Trockensubstanz

	Diatomeae: Chaetoceras	Peridineae: Ceratium tripos	Copepoda spec.
Eiweiß	10,7	13,0	59,0
Kohlehydrate	21,5	80,6	20,0
Fette	2,5	1,4	7,0
Chitin	—	—	4,7
Asche	65,3	5,0	9,3
	100,0	100,0	100,0

b) auf 100 Teile aschefreie Trockensubstanz

	C:N=1:9,5	C:N=1:20,0	C:N=1:4,8
Eiweiß	31,0	13,5	65,0
Kohlehydrate	62,0	85,0	22,0
Fette	7,0	1,5	7,7
Chitin	—	—	5,3
	100,0	100,0	100,0

Hieraus läßt sich berechnen, wieviel von den einzelnen Stoffgruppen etwa in der Gesamtmenge der Planktonorganismen eines Kubikmeters enthalten ist, worüber Tabelle III orientiert.

Tabelle III.

Die Planktonorganismen aus 1000 Litern enthalten

	Eiweiß mg	Kohlehydrate mg	Fette mg	Chitin mg	C : N
Protophyten	0,40	2,20	0,07	—	1 : 15
Protozoen und Bakterien	0,05	0,34	0,01	—	—
Metazoen	4,40	1,50	0,52	0,35	1 : 4,6
	4,85	4,04	0,60	0,35	

b) Die gelösten Stoffe.

Die Untersuchung auf gelöste Stoffe wurde an Wasser aus dem Golf von Neapel vorgenommen. Für die ersten Bestimmungen aus dem Dezember 1906 wurde das Wasser 3—4 km vom Lande über

50—70 m Tiefe auf der Secca di Chiaia geschöpft, für die übrigen Bestimmungen aus dem Februar und März 1907 wurde es an einer Stelle entnommen, die 1—2 km vom Lande gegenüber der Zoologischen Station liegt. Es wurde stets Oberflächenwasser untersucht. Die ausführliche tabellarische Übersicht über alle gefundenen Werte wurde bereits in der Arbeit „Die Ernährung der Wassertiere“ gegeben, so daß hier auf diese verwiesen werden kann.

1. Der Sauerstoffgehalt.

Die Titration des Sauerstoffs, der im Meerwasser gelöst ist, läßt sich mit hoher Genauigkeit durchführen. Die von Winkler[1]) ausgearbeitete, von Natterer[2]) in einer großen Zahl von Untersuchungen verwertete Methode beruht auf der Oxydation von Manganochlorid zu Manganichlorid in alkalischer Lösung. Das zerfallende Manganichlorid macht aus Jodkalium eine äquivalente Jodmenge frei, die nach Übersättigung mit Salzsäure an der Luft in der üblichen Weise bestimmt wird (es wurden $\frac{n}{100}$-Lösungen verwendet). Die genaue Anweisung zur Ausführung findet sich in den oben zitierten Arbeiten sowie in anderweitigen Mitteilungen über den Stoffwechsel der Wirbellosen.[3])

Die Tabelle IV gibt für 18 Tage den Sauerstoffgehalt des Oberflächenwassers des Golfes von Neapel, das an der oben beschriebenen Stelle entnommen war.

Die Zahlen für die Sättigung des Seewassers mit Sauerstoff sind aus der Tabelle interpoliert, die Brandt nach Dittmar's Untersuchungen mitteilt. Die letzte Kolonne enthält die Angabe der Sättigungsdifferenz, die hier zufällig immer negativ, also stets ein „Sättigungsdefizit“ ist, während Natterer gelegentlich (z. B. im Marmarameer) auch einen Sättigungsüberschuß fand.

Es fällt bei Durchsicht der Werte ohne weiteres auf, daß der wirkliche Sauerstoffgehalt des Meeres sehr bedeutenden Schwankungen unterliegt, während unter den beobachteten Bedingungen die Sauer-

[1]) Winkler, Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs. Ber. d. deutsch. chem. Ges., Bd. 21, 1882, 2, S. 2843—2854.

[2]) Natterer, Bericht der Kommission für Erforschung des östlichen Mittelmeeres. Erste Reise, 1893.

[3]) Pütter, erscheint demnächst in den Publikationen der kgl. Gesellschaft d. Wiss. zu Göttingen.

Tabelle IV.

Datum	Temperatur des Meeres	Sauerstoffsättigung nach DITTMAR mg	Sauerstoffgehalt mg	Sättigungsdifferenz mg
18. XII. 06	15,2	8,28	7,85	— 0,43
19. XII. 06	15,2	8,28	8,05	— 0,17
20. XII. 06	15,2	8,28	7,98	— 0,30
21. XII. 06	15,2	8,28	8,10	— 0,18
11. II. 07	12,9	8,63	8,3	— 0,33
12. II. 07	12,9	8,63	6,8	— 1,83
13. II. 07	12,9	8,63	6,5	— 2,13
18. II. 07	13,1	8,55	7,8	— 0,75
19. II. 07	13,1	8,55	5,8	— 2,75
20. II. 07	13,1	8,55	7,3	— 1,25
22. II. 07	12,8	8,67	7,0	— 1,67
23. II. 07	13,0	8,59	7,2	— 1,39
24. II. 07	13,1	8,55	7,8	— 0,75
25. II. 07	12,8	8,67	8,0	— 0,67
26. II. 07	12,8	8,67	7,7	— 0,97
27. II. 07	12,8	8,67	6,8	— 1,87
28. II. 07	13,0	8,59	7,0	— 1,59
1. III. 07	12,8	8,67	8,0	— 0,67

stoffmenge, die bei Sättigung im Meer gelöst wäre, nur um etwa 5 Proz. variiert. Bei gleicher Temperatur wurden an derselben Stelle im Meer zu gleicher Tageszeit an verschiedenen Tagen recht verschiedene Werte beobachtet, z. B. bei 12,8°: 6,8; 7,0; 7,7; 8,0 mg, also Unterschiede von 17—18 Proz. des ganzen Wertes. Bei 13,1° fanden sich folgende Zahlen: 5,8; 7,3; 7,8; 7,8; also noch bedeutende Schwankungen (34 Proz.!).

Tabelle V.

Temperatur °C	Zahl der Bestimmungen	Sättigung mit Sauerstoff mg	Sauerstoffgehalt mg	Sättigungsdefizit
15,2	4	8,28	7,92	0,36
13,1	4	8,55	7,19	1,36
13,0	2	8,59	7,10	1,49
12,9	3	8,63	7,20	1,43
12,8	5	8,67	7,50	1,17

Bildet man für die verschiedenen Temperaturen die Mittelwerte (s. Tabelle V), so zeigt sich, daß der absolute Sauerstoffgehalt mit sinkender Temperatur keine Zunahme erfährt, wie man es erwarten dürfte, wenn allein physikalische Faktoren den Sauerstoffgehalt des Meeres regelten. Auf die geringe Abnahme bis gegen 13° hin und die Zunahme bei weiter sinkender Temperatur möchte ich keinen Wert legen, da die Differenzen der Einzelwerte, wie betont, sehr bedeutend sind, so daß die geringe Zahl der Bestimmungen nur Mittelwerte mit einem Fehler von mehreren Prozenten ergibt, während die Einzelbestimmungen, dank der sehr scharfen Titrationsmethode, nur Fehler von etwa 1 Proz. enthalten.

2. Der Kohlenstoffgehalt.

Die Methoden zur Bestimmung des Kohlenstoffgehalts des Meerwassers sind an anderem Orte[1]) mitgeteilt, ebenso die Resultate von 12 Analysen; es müssen hier nur die Mittelahlen nochmals mitgeteilt werden.

Die Menge des Gesamtkohlenstoffs beträgt in 1 Liter Seewasser 92 mg.

Auf die verschiedenen Stoffgruppen verteilt sich diese Menge in folgender Weise:

Tabelle VI.

	Menge in mg	Kohlenstoffgehalt in mg	Sauerstoffkapazität mg
Kohlensäure	99	27	0
flüchtige Säuren	36	23	43
andere Stoffe (höhere Säuren, Kohlenwasserstoff usw.)	70	42	137

3. Der Stickstoffgehalt.

Um ein vollständiges Bild von der Menge des Stickstoffs zu erhalten, muß man zwei Fraktionen bestimmen: den Stickstoff der Nitrite und Nitrate und den Stickstoff der Verbindungen, die man nach Kjeldahl's Verfahren erhält.

Bei den geringen Mengen, in denen der Stickstoff im Meerwasser enthalten ist, liegen die Werte, die man erhält, gerade an der

[1]) A. Pütter, Die Ernährung der Wassertiere, diese Zeitschr. 1907.

Grenze des Bestimmbaren und können daher nur die Kenntnis der Größenordnung vermitteln, während der prozentuale Fehler sehr hoch ist. Es ist, wie an anderem Orte auseinandergesetzt, technisch kaum mehr möglich, größere Quantitäten als 250 ccm Seewasser auf KJELDAHL Stickstoff zu verarbeiten und in dieser Wassermenge beträgt die Menge des entstehenden NH_3 nur so viel, daß 0,1 ccm $\frac{n}{10}$HCl zur Neutralisation genügt, d. h. der Stickstoffgehalt ist 0,14 mg, was auf 1 Liter einer Menge von 0,56 mg entspricht.

Die Bestimmung des Stickstoffs der Nitrite und Nitrate beruht auf der Fähigkeit der ersteren, Jod aus Jodkalium frei zu machen. Da die Titration in salzsaurer Lösung vorgenommen wird, und wohl stets reduzierende Substanzen in einer vergleichsweise bedeutenden Menge vorhanden sind, so werden die Nitrate leicht in Nitrite übergeführt werden können. Es ist aber nicht zu behaupten, daß man auf diese Weise alle Nitrate erhält und außerdem kann man nie sagen, wieviel von den bestimmten Nitriten und Nitraten auf die eine oder andere Gruppe zu rechnen ist.

Titriert man mit $\frac{n}{100}$ Thiosulfatlösung das frei werdende Jod in 250 ccm, so ergeben sich nur recht geringe Mengen: 0,3 ccm $\frac{n}{100}$ reichten meist zur dauernden Entfärbung aus, selten sind 0,4 oder 0,5 ccm nötig. Das entspricht etwa 0,18 mg Stickstoff aus Nitriten und Nitraten.

Es würde danach der Stickstoffgehalt eines Liters Seewasser betragen:

KJELDAHL-Stickstoff	0,56 mg
Nitrit- und Nitrat-Stickstoff	0,18 „
Gesamtstickstoff	0,74 mg.

Ein Teil des KJELDAHL-Stickstoffs ist in Form von NH_3 oder von Aminen vorhanden und man erhält seine Menge durch einfaches Abdestillieren bei alkalischer Reaktion. Die Mengen sind sehr gering, und erst 400–500 ccm enthalten soviel flüchtige Basen, daß durch einen Verbrauch von $\frac{n}{10}$HCl ihre Anwesenheit sicher nachgewiesen werden kann. Danach würden etwa 50 Proz. des KJELDAHL-Stickstoffs als NH_3 vorhanden sein. Es ist aber hierbei zu bedenken, daß mit dem NH_3 auch ungesättigte Kohlenwasser-

stoffe übergehen [1]) und Säure binden können, so daß bei dieser Bestimmung die Werte für das Ammoniak zu hoch werden.

Über den Stickstoffgehalt des Meeres liegen zahlreiche Untersuchungen vor, aber so weit ich sehe, ist eine Bestimmung des Gesamtstickstoffs nicht ausgeführt.

Die bei weitem meisten Bestimmungen beziehen sich auf Ammoniak, Nitrite und Nitrate.

Um die modernste Bearbeitung dieser Frage heranzuziehen, will ich nur Raben's [2]) Untersuchung erwähnen, die sich auf Nord- und Ostsee beziehen.

Als Menge des Ammoniakstickstoffs gibt Raben Zahlen an, die für die verschiedenen Positionen zwischen 0,041 mg und 0,42 mg liegen, für Nitrit- und Nitratstickstoff sind die Schwankungen nicht so bedeutend, und die Extremwerte betragen 0,168 mg N und 0,294 mg. Der Größenordnung nach stimmen diese Werte durchaus mit den hier mitgeteilten aus dem Golf von Neapel überein.

Einen Versuch, die Stickstoffmengen zu bestimmen, die zwar nicht als NH_3 vorgebildet sind, sich aber leicht in dieser Form aus ihren Verbindungen abspalten lassen, hat Natterer ausgeführt, und hat hier erheblich Stickstoffmengen erhalten, die alle in die Fraktion des Kjeldahl-Stickstoffs fallen. Zahlen mitzuteilen hat keinen Wert, da Natterer's Methode keine allgemeine Methode ist, also nur einen unkontrollierbaren Bruchteil des gesamten Stickstoffs liefert. Jedenfalls muß wieder nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß die Summe von Ammoniak, Nitrit und Nitratstickstoff noch keineswegs den Gesamtstickstoff gibt, daß dieser Wert vielmehr um etwa die Hälfte zu niedrig sein kann.

4. Das Verhältnis von Kohlenstoff, Stickstoff und Sauerstoff im Seewasser.

Erstaunlich groß ist im Vergleich zu allen anderen organischen Elementen im Meere die Menge des Kohlenstoffs. Beträgt sie 92 mg pro Liter, so ist das Verhältnis zum Stickstoff, dessen Menge wir mit 0,74 mg ansetzten:

$$C : N = 1 : 125.$$

Dies Verhältnis ist also ein ganz anderes, als jenes, das man er-

[1]) Den Nachweis hierfür enthalten demnächst erscheinende Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels.

[2]) E. Raben, Über quantitative Bestimmung von Stickstoffverbindungen im Meerwasser. In „Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen“, Bd. 8, 1905, Abteilung Kiel.

hält, wenn man den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt der Organismen vergleicht. Im Plankton ist das Verhältnis von C : N = 1 : 10, wenn man Brandt's Untersuchungen zugrunde legt.

In höchst auffälligem Mißverhältnis zur Menge des Kohlenstoffs steht jene des gelösten Sauerstoffs, der im Mittel der Bestimmungen nur 7,6 mg beträgt.

Um sich ein rechtes Bild davon zu machen, wie außerordentlich sauerstoffarm das Wasser ist, kann man einen Vergleich zwischen den Mengen oxydationsfähiger aber nicht vollständig oxydierter Verbindungen in der Volumeinheit und der Menge des im gleichen Volumen disponiblen Sauerstoffs ziehen.

In der Luft ist soviel Sauerstoff enthalten, daß alle organische Substanz der Pflanzen und Tiere völlig zu CO_2 und H_2O oxydiert werden könnte, ohne daß die Prozesse aus Sauerstoffmangel zum Stillstand kommen müßten. Im Meere ist das ganz anders.

Man kann berechnen, wieviel Sauerstoff notwendig ist, um alle die Kohlenstoffverbindungen, die noch nicht CO_2 sind, völlig zu oxydieren, allen C in CO_2, allen H in H_2O überzuführen. Die Zahlen sind für die einzelnen Gruppen von Kohlenstoffverbindungen in Tabelle VI angegeben, und man ersieht sogleich, daß die Mengen Sauerstoff, die die organischen Verbindungen eines Liters zur vollständigen Oxydation verbrauchen würden, viel größer sind, als der disponible Sauerstoff.

Die Sauerstoffkapazität der unvollständig oxydierten Verbindungen beträgt pro 1 Liter 180 mg, während nur 7,6 mg oder nur wenig über 4 Proz. dieser Menge verfügbar sind.

c) Vergleich der gelösten und geformten Stoffe im Meere.

Ein Vergleich der Stoffmengen, die im Meere gelöst sind mit jenen, die in Form von Organismen darin leben, zeigt, wie außerordentlich gering die Masse der geformten Stoffe jener der ungeformten gegenüber ist.

In 1000 Litern sind an gelöstem Kohlenstoff 92000 mg, an gebundenen in Organismen nur 4 mg, d. h. in Lösung befindet sich 23000 mal so viel Kohlenstoff wie in den Leibern der Planktonwesen.

Für den Stickstoff beträgt die Menge in Lösung 740 mg, in Organismen 0,4 mg, so daß 1850 mal mehr gelöst ist. In dieser Form geben die Zahlen noch nicht das, was theoretisch interessant erscheint, nämlich das Verhältnis der ausnutzbaren Kohlenstoff- und Stickstoffmengen zu der wirklich in Organismen ausgenutzten Menge.

Mit Rücksicht auf die Frage, ob bzw. in welcher Form das „Gesetz des Minimum“ auf die Produktion des Meeres Anwendung finden kann, ist diese Art der Nebeneinanderstellung notwendig.

Der Kohlenstoff dient, soweit er als CO_2 vorhanden ist, nur den Algen als Kohlenstoffquelle, wobei allerdings nicht gesagt sein soll (s. u.), daß nur CO_2 von den Algen verarbeitet würde. Auf 1,22 mg C, der in Algen enthalten ist, kommen 27000 mg aus CO_2, von denen allerdings nur die Hälfte, die Bikarbonatkohlensäure, ausnutzbar sein dürfte, also 13500, d. h. die 11000fache Menge.

Für die Metazoen stehen 2,48 mg C, in Tierkörpern 65000 mg C in Form gelöster komplexer Kohlenstoffverbindungen als Nahrung zur Verfügung, d. h. die 27000fache Menge.

Daß dieser Ansatz berechtigt ist, daß wirklich die gelösten komplexen Kohlenstoffverbindungen als Nahrung der Metazoen im Meere in Betracht kommen, ja sogar die Hauptrolle spielen, habe ich an anderem Orte nachzuweisen versucht.

Für den Stickstoff darf man rechnen, daß Ammoniak- und Nitratstickstoff als Stickstoffquelle der Pflanzen, der übrige Kjeldahl-Stickstoff als Stickstoffquelle der Metazoen in Betracht käme. Ein Ansatz, der vielleicht auch in beiden Richtungen unzutreffend ist, aber doch den gegenwärtigen physiologischen Anschauungen entsprechen dürfte.

Es kommen dann auf 0,122 mg Algenstickstoff 380 mg Stickstoff gelöst in ausnutzbarer Form (200 mg N aus NH_3 plus 180 mg N aus Nitraten), d. h. die 3130fache Menge, und auf 0,248 mg Stickstoff in Organismen 360 mg gelöste komplexe Stickstoffverbindungen, d. h. die 1450fache Menge.

Es wird danach für Kohlenstoff und Stickstoff nicht behauptet werden können, daß sie im gewöhnlichen Sinne „im Minimum“ vorhanden wären, und damit wird die Frage nach den Grenzen der Produktion im Meere von neuem einer Diskussion bedürftig, nachdem Brandt sie dadurch zu lösen versuchte, daß er annahm, der Stickstoff wäre im Minimum vorhanden.

Die Planktonmengen, mit denen hier gerechnet wird, beziehen sich auf einen relativ sehr planktonarmen Meeresteil, die Fänge der Ostsee sind um das Vielfache reicher, und hier würden die Zahlen des Überschusses der gelösten über die geformten Stoffe sehr viel geringer ausfallen, aber auch hier würden die Planktonorganismen insgesamt immer noch viel weniger Stickstoff enthalten, als in Form von NH_3 und Nitrat vorhanden ist. Die Menge des Kjeldahl-Stickstoffs ist für die Ostsee unbekannt und ebenso jene

des komplex gebundenen Kohlenstoffs. Es ist daher nicht zweckmäßig, die Planktonmengen der Kieler Bucht mit den Mengen gelöster Stoffe im Golf von Neapel zu vergleichen, während das Plankton von Syrakus als gut zum Vergleich brauchbar erscheint.

II. Der Stoffumsatz im Meere.

Die bisher mitgeteilten Daten bezogen sich nur auf den Stoffbestand in einem gegebenen Augenblick, oder auf die Änderung von Tag zu Tag, oder mit den Jahreszeiten bei ungehindertem Stoffaustausch des untersuchten Wasservolumens mit dem übrigen Meerwasser und mit der Atmosphäre. Was wir auf diesem Wege kennen lernen, ist ein Gleichgewichtszustand, bzw. sind die Schwankungen um einen Gleichgewichtszustand, wie sie unter normalen Bedingungen vorkommen. In jedem größeren Lebensbezirk bildet sich ein derartiges Gleichgewicht heraus, in dem die Summe aller Prozesse, die in entgegengesetztem Sinne verlaufen, etwa gleich Null wird, oder doch nur sehr gering und zwar periodisch wechselnd, bald positiv, bald negativ ist, so daß der Zustand in einem bestimmten Moment sich nur wenig ändert.

Wie intensiv die Umsetzungen sind, die in der einen und anderen Richtung verlaufen, darüber gibt die Untersuchung des (dynamischen) Gleichgewichts keinen Aufschluß, nur auf das Verhältnis der einzelnen Partiarprozesse, nicht auf ihre absolute Intensität lassen sich Schlüsse ziehen.

Das Haupterfordernis, um einen Einblick in die Umsatzgeschwindigkeit zu erhalten, ist das, daß man die Bedingungen für das Gleichgewicht stört und nun die Änderung des Zustandes in der Zeiteinheit beobachten kann, wobei für das untersuchte Wasservolumen der Austausch mit der Umgebung ausgeschlossen werden muß. Die Realisierung dieses Postulates gelang über Erwarten leicht.

Wie Lohmann gezeigt hat, kann man durch Filtration durch dichtes Filtrierpapier dem Wasser fast das ganze Plankton entziehen, mit Ausnahme der Bakterien, die ein Papierfilter fast quantitativ passieren.

Welche Rolle die Algen, die noch durch Papierfilter hindurchgehen, quantitativ spielen können, kann erst später erörtert werden. Zunächst nehmen wir als erste Näherung an, daß im Filtrat nur Bakterien vorhanden seien. In einer mit dem Glase von der Oberfläche geschöpften Wasserprobe sind Metazoen meist überhaupt

nicht vorhanden, so daß sich sein Organismenbestand zusammensetzt aus Algen, Protozoen und Bakterien. Da die Protozoen, wie gezeigt werden wird, nur einen sehr geringen Anteil am Gesamtumsatz nehmen, so können wir sagen: In den beiden Proben haben wir

1. unfiltriert: Algen + Bakterien,
2. filtriert: Bakterien.

Von jeder dieser beiden Proben werden zwei Versuche angesetzt, um den Sauerstoffverbrauch zu ermitteln, von denen der eine im Dunkeln, der andere im Licht gehalten wird.

Während in der Probe, die unfiltriert im Licht aufgehoben wird, die Bedingungen für ein Gleichgewicht nicht prinzipiell gestört sind, ist in den beiden filtrierten Proben durch Entfernung der Algen die Hauptbedingung des Gleichgewichts aufgehoben. In der unfiltrierten Probe im Dunkel ist durch den Lichtabschluß ein zweifellos für das Stoffwechselgleichgewicht im Meere sehr bedeutungsvoller Faktor ausgeschaltet.

a) Die Größe der Sauerstoffzehrung im Meerwasser.

Nach dem eben entwickelten Prinzip erscheint es möglich, sich ein erstes annäherndes Bild von der Größe des Stoffumsatzes im Meere zu machen.

Die Ausführung der Versuche geschah derart, daß Gläser mit eingeschliffenen Stöpseln von 1,5 oder 2 Litern Inhalt mit dem filtrierten, bzw. unfiltrierten Seewasser gefüllt, und unter Vermeidung des Einschlusses von Luftblasen verschlossen wurden. Je eine filtrierte und unfiltrierte Probe wurde im Zimmeraquarium aufbewahrt, das eine fast konstante Temperatur besitzt und genügend Licht bietet. Die Gefäße standen stets unmittelbar nebeneinander, gleich weit vom Fenster entfernt und unmittelbar an der Glaswand des Aquariums.

Der zweite Doppelversuch, wiederum je eine filtrierte und unfiltrierte Probe desselben Wassers, wurde in eine große Wasserkiste von ca. 100 Litern Inhalt gesetzt, in der gleichfalls konstante Temperatur und völlige Dunkelheit herrschte.

Als Maß für den Umsatz wurde vorläufig nur der Sauerstoffverbrauch verwendet. Die Filtration des Seewassers geschah mittels der Nutsche, auf die stets eine doppelte Filterplatte gelegt wurde. Unter starkem Saugen filtrieren die 5—6 Liter, die man zu einem Versuch braucht, in wenigen Minuten durch, aber hierbei kann sich

natürlich der Sauerstoffgehalt des Wassers ändern. Es ist daher notwendig, im filtrierten und unfiltrierten Wasser je in einer Probe (250 ccm) den Sauerstoffgehalt getrennt zu bestimmen. Daß die Unterschiede beider Werte ganz erheblich sein können, lehrt Tabelle VII, in der der Sauerstoffgehalt für beide Arten Seewasser angegeben ist.

Die Versuchsdauer betrug fast immer 22 Stunden, so daß am Ende die Titrationen ausgeführt und alles für den neuen Versuch hergerichtet werden konnte, der dann meist zur selben Zeit an jedem Tage gemacht werden.

In der Tabelle sind die gefundenen Werte sogleich auf 24 Stunden und 1 Liter umgerechnet.

Die Sauerstoffbestimmung am Anfang und Ende erfolgte nach der Winckler'schen Methode, die oben kurz geschildert ist. Eine genaue Anweisung zur Ausführung gebe ich an anderem Orte, wo auch die Fehlerquellen genauer diskutiert sind.

Am Ende jedes Versuches müssen alle benutzten Gläser sterilisiert werden, da sich bei häufigerem Gebrauch leicht ein Diatomeenrasen an den Wänden ansetzen würde, wie es in den Aquarien ja rasch geschieht. Am einfachsten ist die hier erforderte Organismenfreiheit durch Ausspülen mit etwas rauchender Salzsäure und Nachspülen mit Süßwasser zu erreichen.

Vor dem neuen Gebrauch werden dann die Gläser mit dem Seewasser, das untersucht werden soll, noch zweimal ausgespült.

Bei den ersten Versuchen (11.—13. II., s. Tabelle VII) ist die Vorsichtsmaßregel des Sterilisierens noch nicht verwendet worden, weshalb diese Werte weniger zuverlässig sein könnten.

Die Temperatur war für ein Versuchspaar (filtriert und unfiltriert) stets genau dieselbe, während im Licht- und Dunkelversuch nicht immer dieselbe Temperatur herrschte. Die Ablesung muß auf 0,1° geschehen und es ist notwendig, größere Schwankungen zu vermeiden. Es kamen hier nur solche um 0,2—0,4° pro Tag vor, so daß die angegebenen Werte, höchstens um 0,2° von den Extremwerten entfernt sind, und gute Mittelwerte darstellen.

Aus den vier Daten, die man bei diesen Versuchen erhält, ergibt sich die Größe des Umsatzes der einzelnen Komponenten. Der Sauerstoffverbrauch der Bakterien wird in Licht und Dunkel direkt bestimmt. Für die Algen ergibt sich der Sauerstoffumsatz (Verbrauch wie Produktion) aus der Differenz von Sauerstoffumsatz der unfiltrierten und filtrierten Portion im Licht und im Dunkeln. In

Tabelle VIII sind diese Differenzen gebildet, so daß aus ihr direkt der Sauerstoffumsatz der Bakterien und Algen im Licht und Dunkel hervorgeht. Wir beginnen bei der Diskussion der gefundenen Werte mit dem

1. Sauerstoffverbrauch der Planktonbakterien.

Es wurde schon betont, daß außer den Bakterien noch eine Reihe kleiner Algen und Flagellaten das Filter passieren und deshalb die Sauerstoffzehrung des filtrierten Wassers nicht streng den Sauerstoffumsatz der Bakterien ergibt. Im Dunkeln werden bei Gegenwart nennenswerter Mengen derartiger Organismen die Werte etwas zu hoch werden, im Licht infolge der Wirkung der assimilierenden Organismen etwas zu niedrig.

Betrachten wir die gefundenen Mengen des verbrauchten Sauerstoffs im Dunkeln, so müssen zunächst die beiden Daten vom 12. und 13. II. ausscheiden, denn die Zunahme des Sauerstoffs im filtrierten Wasser im Dunkeln beruht, wie oben erwähnt, wahrscheinlich darauf, daß die Gefäße nicht sterilisiert worden waren.

Aus den übrig bleibenden 12 Beobachtungen erhält man folgende Werte für den Sauerstoffverbrauch der Bakterien in 1 Liter in 24 Stunden:

bei 11,6°	(Mittel aus	5	Bestimmungen)	0,87	mg
„ 13,2°	(„ „	5	„)	1,38	„
„ 14,1°	(„ „	2	„)	1,75	„

Es sind zur Bildung dieser Werte zusammengenommen die Bestimmungen:

bei 11,0	bis 12,3°	Mittel	11,6°
„ 12,9	„ 13,5°	„	13,2°
„ 13,9	und 14,3°	„	14,1°.

Der gewaltige Einfluß, den die Steigerung der Temperatur auf den Sauerstoffkonsum der Bakterien hat, ist ohne weiteres aus diesen Zahlen zu ersehen. Rechnet man das Q_{10} aus, d. h. den Faktor, der angibt, um das Wievielfache der Sauerstoffverbrauch steigt, wenn die Temperatur um 10° erhöht wird, so erhält man den erstaunlich hohen Wert: $Q_{10} = 17$. Es ist kaum anzunehmen, daß die Steigerung wirklich derartig bedeutend über ein größeres Temperaturintervall bleiben sollte, wäre es aber doch der Fall, so müßte in den Tropenmeeren die Bedeutung des Bakterienstoffwechsels allerdings eine noch unvergleichlich gewaltigere sein, wie in den Meeren der Arktis oder denen der gemäßigsten Zone (s. u.).

Tabelle VII.
Sauerstoffumsatz im Wasser des Golfes.
Oberflächenwasser ca. 1—2 km vor der Villa entnommen.
Alle Werte für 1 Liter in 24 Stunden.

Datum	Temp. im Hellen °C	Hell unfiltriert mg	Hell filtriert mg	Dunkel unfiltriert mg	Dunkel filtriert mg	Temp. im Dunkeln °C	O-Gehalt zu Anfang unfiltriert mg	O-Gehalt zu Anfang filtriert mg	Temp. des Meeres °C
1907									
11. II.	12,0	— 0,86	— 1,53	— 2,05	— 1,42	12,9	8,3	7,7	12,9
12. II.	12,0	— 0,88	— 1,28	— 0,50	+ 0,25	11,6	6,8	6,9	12,9
13. II.	12,3	+ 0,59	— 0,82	+ 1,00	+ 0,13	11,6	6,5	6,7	12,9
18. II.	13,3	— 0,75	— 0,94	— 0,49	— 1,24	13,1	7,8	7,5	13,1
19. II.	13,3	+ 1,54	— 0,90	+ 0,82	— 0,15	11,5	5,8	6,4	13,1
20. II.	13,6	— 0,72	— 1,29	— 0,82	— 0,90	11,8	7,3	7,2	13,1
22. II.	13,2	+ 0,54	— 2,51	— 0,34	— 3,08	13,3	7,0	7,6	12,8
23. II.	13,6	+ 0,35	— 0,75	— 2,85	— 2,15	13,9	7,2	7,3	13,0
24. II.	14,0	— 1,41	— 1,51	— 1,31	— 1,24	14,3	7,8	7,4	13,1
25. II.	13,8	— 0,69	— 1,66	— 1,86	— 1,20	11,0	8,0	7,7	12,8
26. II.	13,2	— 0,52	— 0,83	— 0,52	— 1,21	11,3	7,7	7,3	12,8
27. II.	13,0	+ 0,49	— 0,70	— 1,19	— 0,88	12,3	6,8	7,2	12,8
28. II.	12,6	+ 0,34	— 0,53	— 0,26	— 0,30	13,0	7,0	7,8	13,0
1. III.	12,3	— 0,68	— 1,31	— 1,48	— 0,86	13,5	8,0	7,7	12,8

Tabelle VIII.
Sauerstoffumsatz in 1 Liter Seewasser des Golfes in 24 Stunden.

Datum	Temp. im Hellen	Hell		Dunkel		Temp. im Dunkeln
		Algen mg	Bakterien mg	Algen mg	Bakterien mg	
11. II.	12,0	+ 0,67	— 1,53	— 0,63	— 1,42	12,9
12. II.	12,0	+ 0,40	— 1,28	— 0,75	+ 0,25	11,6
13. II.	12,3	+ 1,41	— 0,82	+ 0,87	+ 0,13	11,6
18. II.	13,3	+ 0,19	— 0,94	+ 0,75	— 1,24	13,1
19. II.	13,3	+ 2,44	— 0,90	+ 0,97	— 0,15	11,5
20. II.	13,6	+ 0,57	— 1,29	+ 0,08	— 0,90	11,8
22. II.	13,2	+ 3,05	— 2,51	+ 2,74	— 3,08	13,3
23. II.	13,6	+ 1,10	— 0,75	— 0,70	— 2,15	13,9
24. II.	14,0	+ 0,10	— 1,51	— 0,07	— 1,24	14,3
25. II.	13,8	+ 0,97	— 1,66	— 0,66	— 1,20	11,0
26. II.	13,2	+ 0,29	— 0,83	+ 0,69	— 1,21	11,3
27. II.	13,0	+ 1,19	— 0,70	— 0,31	— 0,88	12,3
28. II.	12,6	+ 0,87	— 0,53	+ 0,04	— 0,30	13,0
1. III.	12,3	+ 0,53	— 1,21	— 0,62	— 0,86	13,5

Um die Frage zu entscheiden, ob in Licht und Dunkel das filtrierte Seewasser verschieden viel Sauerstoff zehrt, müssen die Versuche herangezogen werden, in denen das gleiche Wasser bei gleicher Temperatur untersucht wurde.

In Parallelversuchen betrugen die Mengen des verbrauchten Sauerstoffs wie folgt:

	Licht		Dunkel	
	T. °C	O-Verbrauch	T. °C	O-Verbrauch
18. II.	13,3	0,94	13,1	1,24
22. II.	13,2	2,51	13,3	3,08
Mittel	13,3	1,15	13,2	1,44

Im Licht beträgt also der Sauerstoffverbrauch weniger. Der Wert 1,15 mg Sauerstoffverbrauch im Licht ist also zu niedrig, dagegen 1,44 (bei 13,2°) im Dunkeln zu hoch, der wirkliche Sauerstoffverbrauch der Bakterien würde also ca. 11 Proz. höher sein, als im Licht gefunden wurde um 11 Proz. niedriger, als im Dunkeln.

Fassen wir die bei Licht für die Sauerstoffzehrung der Bakterien gefundenen Werte (14 Bestimmungen) in derselben Weise zusammen, wie vorher die Bestimmungen für Sauerstoffverbrauch im Dunkeln, so erhalten wir folgendes:

Der Verbrauch beträgt pro Liter und Tag im Licht

bei 12,2° 1,07 mg (Mittel aus 5 Bestimmungen)
13,3° 1,12 „ „ „ 7 „
13,9° 1,58 „ „ „ 2 „

Zusammen genommen wurden die Versuche

bei 12,0° bis 12,6° Mittel 12,2°
13,0° bis 13,6° „ 13,3°
13,8° und 14,0° „ 13,9°

Rechnet man nun, daß die bei Licht gewonnenen Werte um ca. 10 Proz. zu niedrig, die im Dunkel gewonnenen um etwa ebensoviel zu hoch sind, so würde der, selber vom Licht unabhängige, Sauerstoffverbrauch der Bakterien in einem Liter pro Tag betragen

bei 11,6 = 0,78 mg	bei 13,3 = 1,23 mg
12,2 = 1,17 „	13,9 = 1,74 „
13,2 = 1,22 „	14,1 = 1,58 „

d. h. im Mittel aus den gesamten Bestimmungen: bei 13,1° = 1,29 mg.

Das Temperaturintervall ist zu gering um aus den gefundenen Zahlen mit Sicherheit die Konstanten einer Exponentialkurve zu berechnen, so daß einfach ein Mittelwert gebildet wurde, und der Hinweis auf den gewaltigen Einfluß der Temperatur genügen mag, der oben schon erörtert wurde.

2. Der Sauerstoffumsatz der Planktonalgen.

Um die Größe der Sauerstoffproduktion der Planktonalgen kennen zu lernen, muß man die Sauerstoffzehrung des unfiltrierten Seewassers im Licht untersuchen und mit dem gleichzeitigen Sauerstoffkonsum der Planktonbakterien vergleichen. Es ist in allen Fällen eine deutliche Sauerstoffproduktion zu konstatieren, die mit steigender Temperatur steigt.

Die Werte schwanken zu sehr, als daß es Zweck hätte, die Einzelheiten zu verfolgen, es ist vielmehr das Beste, lediglich den Mittelwert aus allen vierzehn Bestimmungen zu ziehen und zu sagen: bei 13,0° beträgt die Produktion von Sauerstoff durch die Planktonalgen pro Liter und Tag 0,98 mg.

Es stellt diese Sauerstoffmenge das Maß für die Überproduktion der Algen dar, denn sie verbrauchen in ihrem Stoffwechsel Sauerstoff, decken nicht nur diesen ganzen Bedarf, sondern liefern noch die angegebene Menge mehr.

Wenn wir die Gesamtmenge des frei gemachten Sauerstoffs mit x bezeichnen, die Menge des verbrauchten Sauerstoffs mit y, so haben wir nur die Differenz $x - y = 0{,}98$ bestimmt.

Es wäre von großem Interesse, den Wert y, d. h. den Sauerstoffverbrauch der Algen kennen zu lernen, und wenn die allgemein verbreiteten Anschauungen über den Sauerstoffumsatz der Pflanzen auch für die Planktonalgen Gültigkeit hätten, würde hierin gar keine Schwierigkeit liegen, denn die Sauerstoffzehrung des unfiltrierten Seewassers im Dunkeln, vermindert um die Zehrung des filtrierten im Dunkeln (Bakterien) würde direkt den Sauerstoffverbrauch der Algen (y) und damit die Menge des tatsächlich produzierten Sauerstoffs ergeben.

Hierbei ist vorausgesetzt, daß

1. die Intensität des Sauerstoff*verbrauchs* der Algen unabhängig von der Belichtung ist, und
2. daß keine Prozesse im Stoffwechsel der Algen vorkommen, in denen *ohne Beihilfe von Licht*, Sauerstoff frei gemacht wird.

Führen wir unter diesen Voraussetzungen die Berechnung durch, so ergibt sich, daß im Mittel aus den vierzehn Bestimmungen des Sauerstoffumsatzes im Dunkeln kein Sauerstoffverbrauch, sondern sogar eine geringe Sauerstoffproduktion stattgefunden hat. Im Mittel beträgt diese Sauerstoffproduktion 0,18 mg pro Liter und Tag.

Das würde heißen: Im Dunkeln haben die Planktonalgen nicht nur ihren Sauerstoffbedarf gedeckt, sondern darüber hinaus noch 0,18 mg freigemacht. Sehen wir die Daten näher an, so ergibt sich, daß gerade in sieben Fällen ein Sauerstoffverbrauch, in sieben Fällen eine Sauerstoffproduktion stattgefunden hat. An zufällige Versuchsfehler zu denken liegt außerhalb des Bereiches der Möglichkeit, da ja die Daten für die Bakterien, die in ganz genau gleicher Weise bestimmt worden sind, eine so ausgezeichnete Übereinstimmung untereinander ergaben, daß nur die systematischen Fehler (durch Gegenwart einiger Algen) in Höhe von ca. 10 Proz. in Betracht kamen.

Es ist hiernach als Tatsache zu betrachten, daß in der Fraktion des Seewassers, die sich durch die Gegenwart der Planktonalgen auszeichnet, Prozesse ablaufen, die ohne Beihilfe von Licht Sauerstoff frei machen. Es ist nicht etwa bewiesen, daß diese ihrer Natur nach unbekannten Prozesse, im Stoffwechsel der Algen vorkommen, denn es ist bekannt, daß die Schleimhülle der Diatomeen ein bevorzugter Sitz zahlreicher Bakterien ist, die wir nicht von den Algen trennen können, und die für die fragliche Leistung wohl verantwortlich gemacht werden könnten, da wir ja wissen, daß z. B. Nitrobakterien CO_2 im Dunkeln zu spalten vermögen.

3. Methodische Fehler in der Bestimmung des Sauerstoffumsatzes.

Es sind bisher nur die Fehler der Bestimmung des Sauerstoffgehaltes im Meere diskutiert worden, die sich auf die technische Durchführung der benutzten Titrationsmethode beziehen, und diese ergaben sich als recht gering, die Übereinstimmung von Doppeltitrationen (öfter wurden sogar drei oder vier Titrationen mit demselben angestellt) waren außerordentlich gut, die Fehler sind etwa von der Größenordnung 1 Proz.

Trotzdem finden wir bei gleicher Temperatur an verschiedenen Tagen sehr verschiedenartige Werte.

Vergleichen wir z. B. die Werte vom 18. und 28. Februar: die Temperatur ist annähernd dieselbe, alle übrigen äußeren Bedingungen sind konstant. Der Sauerstoffverbrauch der Bakterien im Dunkeln beträgt am 18. 1,24 mg, am 28. nur 0,30 mg, im Licht am 18. 0,94, am 28. 0,53 mg. Die Sauerstoffproduktion der Algen im Licht ist am 18. 0,19 mg, am 28. 0,87 mg und im Dunkeln findet in beiden Versuchen Sauerstoffproduktion statt, die am 18. 0,75 mg, am 28. nur 0,04 mg beträgt.

Solche Unterschiede um das Vielfache können nur darauf beruhen, daß tatsächlich die Zusammensetzung des Plankton an diesen Tagen eine ganz verschiedene gewesen ist. Besonders die Menge der Bakterien, die einen so bedeutenden Anteil am Stoffumsatz im Meere nehmen, kann sicher in kurzer Zeit enormen Schwankungen unterliegen, wenn aus irgend welchen Gründen die Vermehrung plötzlich ansteigt oder absinkt.

Es ist aber auch gar nicht notwendig, daß der Planktonbestand eines bestimmten Raumteiles des Meeres sich derart verändert hat, denn infolge der permanenten Meeresströmungen untersucht man ja an zwei aufeinander folgenden Tagen niemals Proben aus demselben Kubikmeter Wasser, sondern es sind stets Proben von anderen Stellen, die am nächsten Tage schon wieder irgendwo anders hin transportiert sind. Die Angabe einer bestimmten Entnahmestelle hat nur insofern Wert, als man fürs erste annehmen kann, daß von Tag zu Tag ähnliche, sich vielleicht wiederholende Strömungsbedingungen herrschen, was ja tatsächlich sicher nicht zutrifft.

Den vollen Nutzen wird man aus derartige Bestimmungen des Stoffumsatzes erst ziehen können, wenn stets gleichzeitig die Menge und Art der Planktonorganismen gezählt und vor allem auch der Bakteriengehalt festgestellt wird, eine Aufgabe, die allerdings die Kräfte eines einzelnen übersteigt.

In dieser ersten Orientierung handelt es sich aber zunächst darum, die G r ö ß e n o r d n u n g der Umsetzungen kennen zu lernen, die hier erfolgen, ohne auf Einzelheiten einzugehen, und darum ist wohl gerechtfertigt als mittlere Zusammensetzung des Planktons jene Zahlen zu verwenden, die Lohmann für Syrakus angibt und sie mit den Mittelwerten der gefundenen Umsetzungen zu vergleichen.

b) Die Intensität des Stoffumsatzes der einzelnen Komponenten des Planktons.

Es ist bisher nur davon die Rede gewesen, wieviel Sauerstoff durch die Menge Organismen umgesetzt wird, die in einem Liter Seewasser leben, da wir aber über deren Zahl und Masse Daten haben, so ist es möglich, die Leistungen, die hier vollbracht werden, auf eine bestimmte Organismenmenge zu beziehen und sie in einem gemeinsamen Maße auszudrücken.

Wir benutzten in der vergleichenden Stoffwechsellehre als Vergleichswert für die Intensität des Stoffwechsels die Umsatzmengen für 1 kg organische Trockensubstanz in 1 Stunde, und wollen zunächst für die Planktonorganismen diesen Wert bestimmen.

Aus dem Vorstehenden ergab sich, daß bei 13,1° die Bakterien aus 1 Liter in 1 Tage 1,29 mg Sauerstoff verbrauchen.

Die Zahl der Bakterien, die diese Leistung vollbringen, beträgt ca. 1 000 000 000, das Gewicht ihrer Trockensubstanz ca. 0,00017 mg, wovon ca. 5 Proz. Asche sind, so daß die organische Trockensubstanz 0,00016 mg sein würde. Diese Menge verbraucht in 24 Stunden 1,29 mg Sauerstoff, oder 0,0039 mg organische Trockensubstanz der Planktonbakterien verbrauchen in 1 Stunde 1,29 mg, d. h. das 300fache ihres eigenen Gewichts.

Drücken wir diesen ungeheueren Sauerstoffverbrauch in der üblichen Vergleichszahl aus, so beträgt er pro kg o. T. St. 300 000 000 mg. Der Mensch verbraucht pro kg o. T. St. etwa 1400 mg, d. h. die Bakterien verbrauchen relativ etwa 200 000 mal mehr. Das erscheint auf den ersten Blick ganz ungeheuer und völlig außerhalb des Bereichs der Möglichkeit, aber eine einfache Überlegung zeigt, daß die Schwierigkeit nur eine scheinbare ist.

Der gewaltige Unterschied fällt sofort hinweg, wenn wir als Vergleichswert nicht den Umsatz pro Maßeinheit, sondern pro Oberflächeneinheit wählen. Die Oberfläche, mit der ein Organismus an sein umgebendes Medium grenzt, nimmt bei abnehmender Größe mit dem Quadrat des Radius ab, während die Masse nach der dritten Potenz abnimmt, so daß das Verhältnis von Oberfläche zur Masse immer größer wird und zwar umgekehrt proportional dem Radius[1]) (als proportional $\frac{1}{r}$).

[1]) Es handelt sich ja um das Verhältnis von $\frac{r^2}{r^3} = \frac{1}{r}$.



Rechnet man, entsprechend den angegebenen Volumgrößen der Bakterien, die Oberfläche eines einzelnen Individuums zu 10 μ^2, so beträgt die Oberfläche der Bakterienmenge, deren organische Trockenstanz gleich 1 kg ist, 62500 qm! Beim Menschen kommt auf 1 kg organische Trockensubstanz eine Oberfläche von 0,168 qm, d. h. die Oberflächenentwicklung der Bakterien ist eine 370000 mal stärkere, als die des Menschen.

Es kann natürlich nicht die Rede davon sein, quantitativ das Gesetz, daß die Intensität des Stoffwechsels der Oberfläche proportional ist, auf diesen Vergleich zu basieren. Die Oberfläche eines Säugetieres bedeutet ja physiologisch etwas ganz anderes, als die eines Bakterium, die die Austauschfläche mit dem umgebenden Medium darstellt. Die Temperatur, unter der die Lebensprozesse ablaufen, ist ganz verschieden: 37,5° beim Menschen, 13,1° für die untersuchten Bakterien, aber diese Art der Darstellung zeigt doch, daß die absolute Größe der Organismen von ganz maßgebender Bedeutung für die Stoffwechselintensität ist, da sich mit variierender absoluter Größe auch Proportionen mit Notwendigkeit ändern.

Eine derartige Erkenntnis ist, wie ohne weiteres einzusehen, von grundlegender Bedeutung bei der Beurteilung des Anteils, den irgendwelche Organismen am Gesamtumsatz einer Biocoenose nehmen. Wenn wirklich die Intensität des Stoffwechsels nicht der Masse, sondern der Oberfläche proportional ist, so liegt gerade in der Erforschung der winzigsten, und meist in größter Menge vorhandenen Organismen die Hauptaufgabe der Planktonforschung, da diese vermöge ihrer immensen Oberfläche viel mehr bedeuten, als die größeren, der Erforschung leichter zugänglichen Wesen, deren Oberfläche sehr viel geringer ist.

Daß mit abnehmender Größe die Intensität des Stoffumsatzes, bezogen auf die Masseneinheit, steigt, ist keine neue Erkenntnis. Vernon hat in seinen Untersuchungen über den Sauerstoffverbrauch mariner Organismen diese Tatsache deutlich zum Ausdruck gebracht.

Es ist wohl selbstverständlich, daß die Oberflächenentwicklung nur ein Faktor ist, durch den die Intensität der Umsetzungen in einem Organismus geregelt wird, und daß wir keinesfalls erwarten können, einen konstanten Wert zu erhalten, wenn wir die Intensität auf die Flächeneinheit beziehen, denn maßgebend für die Intensität des Umsatzes muß in erster Linie immer die spezifische Eigenart der untersuchten Organismen sein. Gerade diese spezifische Eigenart würde immer deutlicher hervortreten, je mehr wir äußere Faktoren experimentell eliminieren oder rechnerisch ausgleichen

könnten, und gerade hierfür ist es fundamental wichtig, zu wissen, nach welchem Gesetz die Intensität des Stoffwechsels bei abnehmender absoluter Größe, bzw., was dasselbe ist: zunehmender relativer Oberfläche sich ändert.

Es liegen rein theoretisch betrachtet, gewichtige Gründe vor, die dafür sprechen, daß die Zunahme der Stoffwechselintensität proportional der Abnahme des Radius sein muß, wovon in einer späteren Arbeit noch die Rede sein wird, aber ein direkter Beweis dafür ist aus den Daten über den Betriebsstoffwechsel noch nicht zu entnehmen, da es hierzu nötig wäre, Tiere derselben Spezies, aber von äußerst verschiedener Größe zu untersuchen, was noch nicht geschehen ist.

Die bis jetzt z. B. bei Vernon vorliegenden Daten zeigen lediglich qualitativ, daß kleinere Organismen meist relativ sehr viel mehr Sauerstoff verbrauchen wie große.

Immerhin gibt es ein Gebiet, auf dem der Nachweis eines bestimmten Zusammenhanges zwischen absoluter Größe und Intensität des Stoffumsatzes quantitativ erbracht ist: die Entwicklungsgeschichte des Seeigeleies und seiner isolierten Blastomeren. Allerdings hat die Erfahrung, auf die ich hier als sehr wichtig hinweisen muß, eine Interpretation in der Richtung, wie sie hier gegeben wird, noch nicht erfahren.

Bei der Entwicklung des Seeigeleies nimmt bis zum Blastulastadium hin das Volumen erheblich ab, was natürlich darauf beruht, daß ein bedeutender Teil des Nährmaterials des Eies „veratmet“ und die Stoffwechselprodukte ausgeschieden werden.

Wie groß die Intensität dieser Umsetzungen ist, darauf soll hier nicht eingegangen werden, sondern nur auf die folgende Tatsache: isolierte Blastomeren entwickeln sich bekanntlich auch noch zu typischen Blastulis, aber diese sind kleiner, als dem Bruchteil entspricht, aus dem sie hervorgegangen sind. Die 2 Halbblastomeren liefern 2 Blastulae, die zusammen nicht das Volumen der Vollblastula haben, sondern kleiner sind (Driesch). Es ist also bei den Halbblastomeren, die eine relativ größere freie Oberfläche haben, mehr Material in gleicher Zeit umgesetzt worden.

Die Größe der entstehenden Blastulae steht nun in einem ganz bestimmten Verhältnis zu der Größe des Ausgangsmaterials, und man kann sich nach den Zahlen, die Driesch gibt, leicht überzeugen, daß das Mehr an Substanz, das die kleineren Blastomeren verarbeitet haben, proportional der Abnahme des Radius ist, was Driesch auch gefunden, aber nicht in dieser Weise ausgedrückt hat.

Hier haben wir im Stoffwechsel der isolierten und nicht isolierten Blastomeren ein Material, bei dem die Stoffwechselprozesse sicherlich qualitativ dieselben sind, sich aber quantitativ unterscheiden, da infolge der Oberflächenvergrößerung beim Isolieren der Blastomeren die Intensität des Umsatzes steigen muß.

Daß in diesem Falle die Steigerung des Umsatzes gerade so groß ist, wie wir es theoretisch postulieren müssen, nämlich umgekehrt proportional dem Radius, gibt uns einen sicheren Hinweis, daß wir mit der Annahme auf dem richtigen Wege sind, und daß für die Vergleichung der Stoffwechselintensitäten verschiedener Organismen als Maß der Umsatz pro Flächeneinheit gewählt werden muß.

Als direkte Anwendung dieses Satzes erscheint die Tabelle IX, in der die Oberflächen der Planktonorganismen berechnet sind, unter der ersten rohen Voraussetzung, daß alle Kugelgestalt hätten.

Danach beträgt die Gesamtoberfläche aller Planktonorganismen die in 1000 Liter enthalten sind, 9030 qmm, also pro 1 Liter 9 qmm, und es ergibt sich ein sehr interessantes Verhältnis der Flächenentwicklung der einzelnen Komponenten des Plankton.

Tabelle IX.

	Zahl der Individuen	Volumen eines Individuums in μ^3	Oberfläche eines Individuums in μ^2	Oberfläche aller Individuen in qmm	Oberflächen in Teilen der Gesamtoberfläche
Diatomeen	1 100 500	9 300	2 140	2 380	2 650
Peridineen: Pyrocysteen	65	13 600 000	279 000	18	20
Peridineen: Gymnodinieen	404 250	1 640	680	274	304
Peridineen: Peridiniaceen	37 450	18 800	3 480	130	144
Andere Flagellaten	38 680	1 040	490	19	21
Halosphaera	7 760	91 000	9 900	76	84
Protophyten unsicherer Stellung	494 100	7 700	1 880	930	1 030
Rhizopoden	5 985	134 000	13 100	78	86
Flagellaten	264 400	1 020	460	121	134
Ciliata: Tintinnen	19 830	3 070	1 030	20	22
Ciliata: andere Ciliata	35 295	—	ca. 260	44	49
Metazoa	17 325	2 000 000	77 000	1 340	1 480
Bacteria	785 000 000	1	4,6	3 600	4 000

Setzen wir zur bequemen Vergleichung die Gesamtoberfläche der Planktonorganismen gleich 10000, so erhalten wir die prozentualen Anteile der einzelnen Gruppen an der Oberflächenentwicklung, und nach der im vorstehenden begründeten Annahme, damit gleichzeitig ihren Anteil am Stoffumsatz des Plankton.

Es beträgt danach die Bedeutung der großen Gruppen der Planktonwesen für den Gesamtumsatz:

für Protophyten 4229
„ Protozoen 291
„ Bakterien 4000
„ Metazoen 1480.

Das ist eine ganz andere Verteilung der Bedeutung, als diesen Gruppen auf Grund der Volumbestimmung zuerkannt werden konnte. Die folgende Tabelle zeigt dies noch deutlicher.

Die Bakterien machen nur etwa 1,5 Proz. des Gesamtvolumens, aber 40 Proz. der Gesamtoberfläche aus, dagegen beträgt das Volumen der Metazoen 64,6 Proz. des Gesamtvolumens, die Oberfläche nur 14,8 Proz.!

Tabelle X.

	Volumen in cbmm	Volumen in % des Gesamt-volumens	Oberfläche in cbmm	Oberfläche in % der Gesamt-oberfläche
Protophyta	17,0	31,8	3827	42,3
Protozoa	1,1	2,1	263	2,9
Bacteria	0,8	1,5	3600	40,0
Metazoa	34,7	64,6	1340	14,8
	53,6	100,0	9030	100,0

Bei gleichem Volumen können die einzelnen Organismengruppen eine äußerst verschiedene Bedeutung haben, z. B. haben die folgenden Gruppen je ein Volumen von 0,7—0,8 cmm, aber ihr Anteil an der Oberflächenentwicklung ist immens verschieden:

für Halosphaera 84
„ Rhizopoden 86
„ Peridiniaceen 144
„ Bakterien 4000.

Die Auffassung, die hier von der Bedeutung der einzelnen Planktonkomponenten vertreten wird, basiert einerseits auf einer

Reihe von Erfahrungen aus der vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels, andererseits auf der Ermittlung des Sauerstoffverbrauches der Planktonbakterien, und es würde nunmehr die Aufgabe erwachsen, aus dem gleichfalls experimentell ermittelten Sauerstoffumsatz der Planktonalgen zu zeigen, daß auch für sie die Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von der Oberflächenentwicklung besteht.

Dem stellen sich aber einige methodische Schwierigkeiten entgegen, auf die wir zunächst eingehen müssen.

Wenn von einer Vergleichung der Stoffwechselintensitäten die Rede war, so war dabei nicht an irgend ein spezielles Maß gedacht, sondern an einen beliebigen Vergleichswert, der sich generell anwenden ließe. Ein derartiger allgemein anwendbarer Vergleichswert existiert aber nicht, und wir müssen, sobald wir von der rein theoretischen Erörterung zur experimentellen Bestätigung übergehen wollen, die Stoffwechselintensität an irgend einem Indikator messen.

Streng genommen hat eine derartige Vergleichung nur dann Sinn, wenn wir einen Prozeß als Indikator wählen, der im Stoffwechsel der untersuchten Organismen überall die gleiche Rolle spielt.

Wir bekommen z. B. ein ganz schiefes Bild, wenn wir für ein anaerobes Buttersäurebakterium und ein streng aerobes Eisenbakterium den Sauerstoffverbrauch als Vergleichswert für die Stoffwechselintensität benutzen wollen. Für das Plankton liegen die Dinge so, daß wir vorläufig nicht sagen können, welchen Anteil am Gesamtstoffwechsel der einzelnen Planktonwesen die Oxydationen nehmen, uud ob dieser Anteil für alle Organismen derselbe ist, was ja von vornherein nicht wahrscheinlich ist. Wenn wir also trotzdem den Sauerstoffverbrauch als Indikator verwenden, so geschieht es mit dem Bewußtsein, daß es sich nur um eine erste Näherung handelt. Nun besteht aber noch eine spezielle Schwierigkeit im Vergleich der Intensität des Sauerstoffumsatzes der Algen und Bakterien, die darauf beruht, daß es nicht möglich war, den wirklichen Sauerstoffverbrauch, der im Betriebsstoffwechsel der Algen stattfindet, zu ermitteln, da auch im Dunkeln Prozesse im Stoffwechsel der Algen (oder der ihnen anhaftenden Bakterien) abliefern, durch die Sauerstoff frei gemacht wurde.

Wenn wir also fanden, daß die Algen im Licht pro Tag und Liter 0,98 mg Sauerstoff frei machten, im Dunkeln 0,18 mg, so gibt das nur die Überschüsse über den Sauerstoffverbrauch, von dem wir nicht behaupten können, daß er im Licht und Dunkel derselbe sei.

Immerhin wird der Überschuß höchstens von der Größenordnung des Verbrauches sein, so daß wir letzteren eher als etwas höher, wie den Überschuß werden anzusehen haben, d. h. daß im Licht von den Algen auch etwa 1 mg oder etwas mehr Sauerstoff pro Liter verbraucht wird. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß ein derartiger Sauerstoffverbrauch einer viel geringeren Intensität pro kg o. T. St. entspricht, wie bei den Bakterien, denn der etwa gleich große Sauerstoffkonsum wird von einer ca. 22 bis 23 mal größeren Masse vollbracht. Wie die Rechnungen zeigten, ist die Oberfläche für Algen und Bakterien etwa gleich (4229 zu 4000), ebenso wie der Sauerstoffkonsum, während wie gesagt, die Masse der Algen um das vielfache größer, als die der Bakterien ist.

Auch hier ist also zum sinngemäßen Vergleich die Beziehung auf die Oberfläche anstatt auf die Masse notwendig.

Wenn aber auch, auf die Masse bezogen, der Stoffwechsel der Algen weniger intensiv erscheint, als jener der Bakterien, so ist er doch immer noch sehr bedeutend. Rechnen wir als Sauerstoffverbrauch pro Liter und Tag 1 mg und als Menge der Trockensubstanz der Algen pro Liter 0,0037 mg, wovon 0,003 mg als organische Trockensubstanz angesehen werden könnten, so würde der Umsatz betragen:

Für 0,072 mg in 1 Stunde 1 mg Sauerstoff, d. h. es würde in einer Stunde das 140 fache des eigenen Gewichtes umgesetzt oder pro 1 kg o. T. St. 140 000 000 mg!

Unter Zugrundelegung dieser Zahl läßt sich auch die Leistung berechnen, die die Algen durch Assimilation der Kohlensäure vollbringen.

Es werden im Licht von Algen (0,98—0,18 mg) = 0,8 mg Sauerstoffüberschuß geliefert (0,18 mg liefern die Bakterien, wie aus den Bestimmungen im Dunkeln hervorgeht s. o.), d. h. die Menge Sauerstoff, die wirklich frei gemacht worden ist beträgt etwa 0,8 mg, was der Zerlegung von 1,1 mg CO_2 entspricht, die 0,3 mg Kohlenstoff enthalten.

Diese Kohlenstoffmenge würde also pro Tag und Liter in organische Bindung übergeführt werden.

Bei einem derartigen Umsatz, bei dem das mehr als hundertfache des Eigengewichts in einer Stunde verarbeitet wird, kann natürlich von einem wirklichen Hunger eigentlich gar keine Rede sein. Würde einer Alge wirklich aller Zufluß von Nährmaterial von außen entzogen, so würde sie in kürzester Zeit den größten Teil ihres Körpers aufgezehrt haben. Es läßt sich allerdings ohne weiteres

annehmen, daß die Intensität des Stoffwechsels sehr rasch sinken würde, wenn die Masse der lebendigen Substanz abnimmt. Wäre der Umsatz in der Zeiteinheit der Masse lebendiger Substanz proportional, so würde beim Aufhören des Nahrungszustroms außerordentlich rasch ein Umsatz von kaum merklicher Intensität erreicht sein, der bei erneuter Zufuhr von Nahrung ebenso rasch ansteigen würde.

Für die Lehre vom Stoffhaushalt des Meeres ergeben sich aus den vorstehenden Betrachtungen eine Reihe von neuen Fragestellungen, die sich besonders auf das Verhältnis der Bedeutung des Baustoffwechsels, die bisher ausschließlich diskutiert wurde, zu der Bedeutnng des Betriebsstoffwechsels beziehen.

Bevor aber diese Diskussion durchgeführt werden kann, sollen noch einige Erfahrungen über den Stoffansatz im Wasser der Aquarien der Zoologischen Station in Neapel mitgeteilt werden, die theoretisch von Interesse sind.

III. Der Stoffwechsel des Plankton in den Seewasseraquarien der Zoologischen Station zu Neapel.

Über den Reichtum der Aquarien an Planktonorganismen sind mir keine Daten bekannt, abgesehen von Vernon's Bestimmungen des Bakteriengehaltes, aus denen aber, da Vergleichsuntersuchungen aus dem Golfe fehlen, nicht hervorgeht, ob die Aquarien reicher oder ärmer an Bakterien sind, wie dieser.

Ein erheblicher Unterschied besteht, wie die folgenden Zahlen ergeben, zwischen der Menge gelöster organischer Stoffe im Wasser des Golfs und der Aquarien.

Tabelle XI.

Kohlenstoffgehalt des Wassers der Aquarien in der Zoologischen Station zu Neapel. Alle Werte pro 1 Liter.

	Gesamtkohlenstoff mg	Kohlenstoff in Form von CO_2 mg	Kohlenstoff in Form flüchtiger Säuren mg	Kohlenstoff in anderen Bindungen mg
Wasser aus dem Golf	92	27	23	42
Wasser aus den Aquarien der Station	120	38	10	72

Die Zahlen stellen Mittelwerte oder 4 Analysen dar, für die CO_2 Menge lagen sehr viel mehr (über 20) Daten vor.

Die Berechnung des Kohlenstoffgehaltes der flüchtigen Säuren geschah in derselben Weise, wie für die entsprechende Fraktion aus dem Golf (s. „Ernährung der Wassertiere").

In ccm $\frac{n}{10}$ Lösung ausgedrückt betrug die Säuremenge pro Liter 1,2 ccm, während für den Golf 2,8 gefunden worden waren (l. c.).

Der Gesamtkohlenstoffgehalt des Wassers der Aquarien ist also ganz bedeutend höher, wie im Golf, was bei der starken Besiedelung und nicht seltenem Absterben von Tieren kein Wunder ist.

Dies Mehr an organischen Stoffen kommt vor allem in der Fraktion jener Kohlenstoffverbindungen zum Ausdruck, die nicht CO_2 und nicht flüchtige Säuren, also höhere Säuren und wohl Huminsubstanzen p. p. sind, d. h. typische Fäulnisprodukte. Die Menge des Kohlenstoffs, der als CO_2 vorhanden ist, ist um 11 mg höher wie im Golf, während die in Form flüchtiger Säuren gebundene Kohlenstoffmenge um 13 mg geringer ist.

In bezug auf den Stickstoffgehalt war kein Unterschied des Wassers im Aquarium und Golf festzustellen, woraus allerdings bei den geringen Werten und hohen Fehlern der Bestimmung nichts geschlossen werden kann. Infolge der guten Durchlüftungseinrichtungen ist das Aquariumwasser stets sehr reich an Sauerstoff, bei 10,9° betrug der Gehalt pro Liter etwa 8,5 mg, also jedenfalls nicht weniger wie im Golf.

Das spezifische Gewicht des Wassers ist genau dasselbe wie im Golf, es findet keine Konzentrationszunahme durch starke Verdunstung statt.

Die Aquarien der Station stellen eine Masse von 50 cm dar, die sich in ständiger Zirkulation von den Hochreservoiren zu den Sammelbecken in den Kellern befindet. Nur beim Passieren der Aquarien steht dieses Wasser unter der Einwirkung hellen diffusen Tageslichtes, in den Reservoiren herrscht fast völlige Dunkelheit (Kellerreservoire) oder doch nur mattes Licht (Hochreservoir).

Wir haben also eine, mit Sauerstoff stes sehr reichlich versehene Wassermenge, die in bezug auf Licht wohl einer Probe aus 50 oder mehr Metern Tiefe entspricht, und reich an Fäulnisprodukten ist.

Der Sauerstoffumsatz dieser Biocönose ergänzt in interessanter Weise das Bild vom Umsatz im Meere, das wir uns auf Grund von Studien am Wasser des Golfes gemacht haben.

Tabelle XII.

Sauerstoffumsatz im Seewasser der Bassins im Aquarium.
Alle Werte für 1 Liter in 24 Stunden.

Datum	Temp. im Hellen °C	Hell unfiltriert mg	Hell filtriert mg	Dunkel unfiltriert mg	Dunkel filtriert mg	Temp. im Dunkeln °C	Anfängliche Sauerstoffmenge im Ltr. unfiltriert mg	filtriert mg
2. II. 07	10,51	0,72	0,75	0,28	0,00	11,00	8,55	7,52
3. II. 07	10,25	0,75	0,06	1,44	0,12	10,25	9,20	7,85
4. II. 07	10,30	0,15	0,94	1,12	0,85	10,30	8,52	8,12
5. II. 07	10,25	0,41	0,84	0,59	0,81	11,60	8,50	8,15
6. II. 07	11,00	0,00	0,60	0,66	0,60	11,00	8,30	6,80
7. II. 07	10,90	0,47	0,44	0,69	1,06	11,30	8,86	7,80
8. II. 07	11,70	0,03	0,82	0,28	1,16	11,05	8,25	7,80
9. II. 07	12,00	1,06	1,86	0,91	1,50	11,50	7,80	7,45

Tabelle XIII.

Sauerstoffumsatz im Seewasser des Aquariums für 1 Liter in 24 Stunden.

	Hell Temp.	Hell Algen	Hell Bakterien	Dunkel Temp.	Dunkel Algen	Dunkel Bakterien
2. II. 07	10,5	+ 0,03	— 0,75	11,0	— 0,28	0,0
3. II. 07	10,3	— 0,69	— 0,06	10,3	—.1,32	— 0,12
4. II. 07	10,3	+ 0,79	— 0,94	10,3	— 0,27	— 0,85
5. II. 07	10,3	+ 0,43	— 0,84	11,6	+ 0,22	— 0,81
6. II. 07	11,0	+ 0,60	— 0,60	11,0	— 0,06	— 0,60
7. II. 07	10,9	— 0,03	— 0,44	11,3	+ 0,37	— 1,06
8. II. 07	11,7	+ 0,79	— 0,82	11,1	+ 0,88	— 1,16
9. II. 07	12,0	+ 0.80	— 1,86	11,5	+ 0,59	— 1,50

Die Sauerstoffzehrung der Bakterien beträgt im Mittel aus 7 bzw. 8 Bestimmungen im Licht bei 10,9° 0,79 mg, im dunkeln bei 11,0° etwas mehr: 0,87 mg, so daß der Mittelwert ist: bei 11,0° pro Tag und Liter, unabhängig vom Licht gedacht: 0,83 mg.

Für den Golf betrug bei 11,6° der entsprechende Wert 0,78 mg und wenn man mit den Werten für Temperatureinwirkung, die oben ermittelt wurden von 11,6 auf 11,0 extrapoliert, beträgt der Ver-

brauch etwa 0,53 mg. Die Sauerstoffzehrung der Bakterien ist also im Aquarium um $^2/_3$ höher (60 %), als im Golf.

Für die Algen ergab sich eine Sauerstoffproduktion, die im Licht im Mittel (8 Bestimmungen) 0,33 mg bei 10,9° betrug, im Dunkeln kommt im Mittel gleichfalls eine Sauerstoffproduktion heraus, die 0,13 mg bei 11,0° beträgt.

Der Vergleich mit den Algen des Golfes ist höchst interessant. Auch hier müssen wir wieder auf gleiche Temperaturen, auf 11° umrechnen, und erhalten als Sauerstoffproduktion für den Golf bei 11°:

im Licht 0,66 mg
im Dunkeln 0,13 mg.

Die Sauerstoffproduktion im Dunkeln ist im Golf wie im Aquarium etwa gleich groß: 0,13 mg, während die Abgabe wie Sauerstoff im Licht bei den Algen des Golfes doppelt so intensiv ist, wie bei denen der Aquarien: 0,66 : 0,33.

Da die Versuche über Sauerstoffumsatz des Golfwassers wie des Aquariumwassers bei gleicher Lichtstärke, an derselben Stelle des Zimmeraquariums angestellt wurden, so muß der Unterschied entweder darin liegen, daß weniger oder andere Algen in beiden Fällen vorhanden sind. Dann bleibt aber unverständlich, warum der schon oben aufgefundene Prozeß der Sauerstoffproduktion im Dunkeln nicht im geringsten vermindert ist, sondern ganz ebensoviel bei Golfalgen und Aquarienalgen liefert.

Die verschiedenartige Änderung der Sauerstoffproduktion im Licht und Dunkel bei veränderten Bedingungen, wie sie das Leben in den Seewasserleitungen des Aquarium gegenüber dem Leben im Golf darstellen, spricht dafür, daß die Träger dieser beiden Funktionen verschieden sind. Die ganze Sachlage wird ohne weiteres klar, wenn man annimmt, daß die Sauerstoffproduktion im Dunkeln auf Bakterien zu schieben ist, die, wie wir wissen, den Schleim der Algen bewohnen. Der vermehrte Umsatz der freien Planktonbakterien, wie er aus dem Studium der Sauerstoffzehrung des filtrierten Wassers hervorgeht, läßt die Annahme höchst plausibel erscheinen, daß auch die den Algen anhaftenden Bakterien vermehrt sind, und bei Herabminderung der Algenmenge auf die Hälfte, ihre Menge verdoppelt haben, so daß ihre Leistung ungemindert fortbesteht.

IV. Die Sauerstoffzehrung bei längerem Verweilen im Dunkeln.

Wenn die Sauerstoffzehrung, die im Laufe der ersten 24 Stunden im Dunkeln am Seewasser beobachtet wurde, in gleicher Intensität fortdauerte, so müßte in den meisten Fällen schon nach wenigen Tagen das Wasser sauerstofffrei sein.

Haben wir einen Sauerstoffgehalt von 7,6 mg und eine Zehrung im Dunkeln von 1,1 mg, so würde nach 7 Tagen aller Sauerstoff aufgezehrt sein. Das ist nun tatsächlich nicht der Fall, sondern wenn man unfiltriertes Seewasser mehrere Tage im Dunkeln aufhebt, so folgt auf die anfängliche Abnahme des Sauerstoffgehaltes wieder Zunahme, und es schwankt der Sauerstoffgehalt in der ersten Woche etwa um den anfänglichen Mittelwert herum.

Die drei Serien, die mit unfiltriertem Wasser des Golfes angestellt wurden, zeigen deutlich dieses eigenartige Verhalten: es kommen sehr bedeutende Abnahmen im Sauerstoffgehalt vor, aber bald sind die alten Werte wieder erreicht. So sinkt z. B. in Serie III am zweiten Tage der Sauerstoffgehalt auf 4,9 mg von 7,0 aus, erreicht aber am dritten Tage den hohen Wert 8,2 mg und schwankt an den folgenden vier Tagen zwischen 7,0 und 7,9 mg.

Selbst mit dem Wasser des Aquarium gelingt es nicht, ein wirkliches Ausfaulen zu erzielen, obgleich, wie gezeigt, die Fäulnis hier eine bedeutend stärkere ist, wie im Golf. Ein Versuch, der bis zum 16. Tage ausgedehnt wurde, (Tabelle XV) ergab in den beiden letzten Tagen noch 5,8 mg, während die Anfangsmenge 8,5 mg betragen hatte. Es hatte also in 16 Tagen im ganzen nur eine Abnahme von etwa 30 % stattgefunden, und daß noch Prozesse abliefen, die Sauerstoff ohne Beihilfe des Lichtes frei machten, zeigten die Veränderungen zwischen dem 12. und 14. Tage, wo der Sauerstoffgehalt von 5,6 mg auf 6,3 mg zunahm.

Auch bei Filtration des Golfwassers war es nicht möglich, eine dauernde Sauerstoffabnahme im Dunkeln zu erzielen. Serie d Tabelle XIV zeigt, daß in diesem Falle in den ersten 3 Tagen eine Abnahme von 7,8 auf 6,8 mg erfolgt, daß dann aber Zunahme bis auf 7,4 eintritt, und am 7. Tage mit 7,0 mg etwa derselbe Wert erreicht wird, wie am zweiten Tage.

Diese Versuche sind in zwei Richtungen interessant. Zunächst lehren sie wieder dasselbe, was schon aus dem Studium des Sauerstoffverbrauchs des Aquarium- und Golfwassers in den ersten 24 Stunden hervorging: es kommen Prozesse vor, die ohne Hilfe von

Tabelle XIV.

Seewasser aus dem Golf, unfiltriert im Dunkeln in verschlossenen Flaschen à 250 ccm aufgehoben.

a) 11. II. bis 16. II. 07.

Dauer in Stunden	Sauerstoffgehalt mg
0	8,3
22	6,5
51	7,6
69	8,0
93	7,7
116	8,2

b) 18. II. bis 22. II. 07.

Dauer in Stunden	O
0	7,8
20	6,6
44	7,1
68	7,0
92	7,0

c) 22. II. bis 1. III. 07.

Dauer in Stunden	Sauerstoffgehalt mg	Temp.
0	7,0	13,0
20	7,5	13,7
48	4,9	14,0
73	8,2	14,3
97	7,9	10,5
123	7,2	11,9
145	7,0	12,5
169	7,5	13,3

Filtriertes Seewasser aus dem Golf im Dunkeln.

d) 28. II. bis 5. III. 07.

Dauer in Stunden	O	Temp.
0	7,8	13,0
20	7,1	13,3
44	6,8	13,7
65	6,8	13,8
91	7,2	14,2
116	7,4	14,5
140	7,0	14,8

Tabelle XV.

Wasser aus dem Aquarium, unfiltriert, im Dunkeln. Gefäß à 250 ccm. 5. III. bis 21. III.

Dauer	O
215	5,6
239	5,9
363	6,3
333	5,8
384	5,8

Licht, Sauerstoff frei machen, Prozesse, für die wir Bakterien verantwortlich machen müssen (s. o.).

Weiter aber lehren diese Versuche, wie verwickelt die Prozesse sind, die in einem isolierten geringen Quantum Seewasser ablaufen und deren algebraische Summe wir in den Veränderungen des Sauerstoffgehaltes studieren. Offenbar ändert sich die Zusammensetzung des Plankton außerordentlich: manche Formen sterben vielleicht ab, während andere sich vermehren und so erhalten wir ein scheinbar regelloses Zunehmen und Abnehmen des Sauerstoffs, der uns als Indikator dienen sollte, und uns hier nur zeigt, daß eine große Zahl von Variablen zusammenwirken, die man durch einen Indikator nicht voneinander differentieren kann.

Können nicht auch schon in den ersten 24 Stunden diese Prozesse eine Einsicht in die wirkliche Intensität der Umsetzungen illusorisch machen? Haben wir nicht am Ende der ersten 24 Stunden schon ein ganz anderes Plankton vor uns, wie zu Anfang?

Gewiß ist ein Fehler dadurch bedingt, daß wir aus technischen Gründen erst nach etwa 24 Stunden die Größe des Umsatzes bestimmen. Was wir wissen wollen, ist die Änderung des Sauerstoffgehaltes des Wassers in der Zeiteinheit, denn diese ist ein Maß für die Intensität der Stoffwechselprozesse der in derselben Zeiteinheit vorhandenen Menge von Planktonorganismen. Wir wollen also einen Differentialquotienten bestimmen, und werden deshalb dem wahren Werte nur so näher kommen, je kürzer wir die Bestimmungszeit wählen, je mehr die Differenz, die wir bestimmen, sich dem Differentiae nähert. Da es aber vorläufig nicht möglich erscheint, die Bestimmungszeiten (bei 17—19° Temperatur) wesentlich herabzusetzen, so muß dieser Fehler hingenommen werden. Nur muß man sich darüber klar sein, daß er vorhanden ist.

Einer Erörterung bedarf noch die Frage, ob es vom Einfluß auf das Resultat ist, wie groß man das Wasserquantum wählt, daß isoliert wird.

Bei den großen Versuchsserien über den Sauerstoffumsatz wurden, wie erwähnt, Gefäße von 1,5 bis 2 Liter Inhalt verwendet, zu den langdauernden Versuchen über Sauerstoffzehrung im Dunkeln dagegen Flaschen von 250 ccm Inhalt. Parallelversuche ergaben, daß dies ganz irrelevant für das Resultat ist, die kleine Wassermenge zeigt genau die gleichen Werte für Sauerstoffumsatz, wie die größere, so daß für fernere Versuche derartige kompendiösere Anordnungen gewählt werden können.

Solange es sich um das mikroskopische Plankton handelt, er-

gibt eben auch für physiologische Daten ein sehr kleines Quantum einen guten Mittelwert, wie Lohmann es für die Ermittlung der Zahl der Planktonorganismen schon betont hat.

V. Die Herkunft der gelösten organischen Stoffe im Meere.

Die Entdeckung der erstaunlichen Kohlenstoffmengen, die gelöst im Meere vorhanden sind und durch Meisinger's Kohlenstoffbestimmung auf nassem Wege der Untersuchung zugänglich wurden, hat das ganze Bild, das wir uns von den Stoffwechselprozessen im Meer zu machen gwohnt waren, in fundamentaler Weise umgestaltet.

Welche gewaltige Bedeutung die gelösten komplexen Kohlenstoffverbindungen als Nährstoffe für die Meerestiere haben, wurde an anderer Stelle ausführlich auseinandergesetzt. Dort wurde auch gezeigt, daß erst die Kenntnis dieser Nahrungsquelle uns eine Reihe bis dahin unverständlicher Tatsachen aus der Biologie verständlich macht, z. B. das reiche Leben der Tiefsee. Aber es blieb die Frage offen, woher die große Masse der bezeichneten Nährstoffe stammt.

Man kann nun einmal nicht über die Tatsache hinweg, daß für die Verluste an verwertbarer Energie, die bei jedem Lebensbetrieb unvermeidlich sind, in letzter Linie nur die Sonnenenergie genügenden Ersatz schaffen kann, daß also im Grunde doch jede allgemeine Ernährungsphysiologie davon ausgehen muß, daß nicht mehr organische Verbindungen umgesetzt werden können, als in photosynthetischen Prozessen entstehen. Ob derartige Prozesse lediglich in Pflanzen vorkommen, darüber brauchen wir keine bestimmte Ansicht zu vertreten, jedenfalls werden es unter den Organismen deren Tätigkeit für den Gesamthaushalt des Meeres quantitativ betrachtet, die ausschlaggebende ist, für die Planktonalgen und Planktonbakterien, nur die Planktonalgen sein, denen wir eine Rolle in der Photosynthese organischer Verbindungen zuerkennen können.

Wir dürfen nicht behaupten, wie es die Planktonforschung bisher postulierte, daß die Leibessubstanz der Planktonpflanzen, die in der Zeiteinheit produziert wird, denselben (oder einen höheren) Nährwert repräsentieren müsse, wie die Leibessubstanz der sämtlichen Konsumenten. Das ist eine Betonung des Baustoffwechsels, die prinzipiell jeder Begründung entbehrt; sondern das Postulat, was wir aufstellen müssen, ist nur

das, daß in der Zeitlichkeit im Stoffwechsel der Produzenten so viel organische Verbindungen (gelöst oder in Organismen gebunden) produziert werden sollen, wie die Konsumenten brauchen, um einerseits ihren Bedarf an Nahrung zu decken (Betriebsstoffwechsel) und andererseits ihre Leibessubstanz aufzubauen (Baustoffwechsel).

Solange man von dem Umfange des Betriebsstoffwechsels noch gar keine Vorstellung hatte, konnte der prinzipielle Irrtum in der bisherigen Formulierung der Bedingungen übersehen werden, was jetzt nicht mehr möglich ist. Es wird sich also um die Frage handeln: sind wir berechtigt anzunehmen, daß die organischen Verbindungen, die im Meere gelöst, die Hauptnahrungsmenge der Mehrzahl der Meerestiere darstellen, Produkte der Stoffwechseltätigkeit der Algen bzw. Bakterien sind? Reicht die Stoffwechselintensität, die wir bei diesen Mikroorganismen kennen gelernt haben, aus, um derartige Stoffmengen zu schaffen bezw. zu vernichten? Eine Vorfrage hierfür ist die, in welchem quantitativen Verhältnis die Umsetzungen im Bau- und Betriebsstoffwechsel zueinander stehen. Nur in roher erster Näherung ist diese Frage vorläufig einer Diskussion zugänglich, da wir über die Teilungsgeschwindigkeit der Planktonwesen nichts wissen. Immerhin mögen die folgenden Überlegungen geeignet sein, zu zeigen, daß die Umsetzungen im Betriebsstoffwechsel wesentlich intensiver, als jene im Baustoffwechsel sind.

Wie wir oben sagten, assimilieren die Planktonalgen, deren organische Trockensubstanz 0,003 mg beträgt, pro Tag und Liter 0,3 mg Kohlenstoff.

Da der Kohlenstoffgehalt in der organischen Trockensubstanz etwa zu 42 % gerechnet werden kann, also die Menge zu 0,0013 mg, so hat ein Umsatz stattgefunden, in dem das mehr als 200fache des Bestandes verarbeitet worden ist.

Nehmen wir als Teilungsgeschwindigkeit ca. 12 Stunden an, so ist die Zahl der Planktonalgen am Ende eines Tages auf das vierfache gewachsen, d. h. im Baustoffwechsel haben Prozesse stattgefunden, die das vierfache der vorhandenen Masse bildeten. In diesem Falle würde also, trotz des unwahrscheinlichen hohen Ansatzes für den Baustoffwechsel, der Betriebsstoffwechsel doch ca. 60 mal intensiver sein.

Für die Bakterien dürfte das Verhältnis von Bau- und Betriebsstoffwechsel sich noch mehr zugunsten der letzteren gestalten.

Die 0,00016 mg organische Trockensubstanz, die wir annahmen,

setzen pro Tag 1,29 mg Sauerstoff um, womit man etwa 1 mg eines Gemisches von Kohlehydraten und Eiweiß oxydieren könnte. Diese Menge stellt, ebenso wie die für die Algen angegebene Zahl nur eine untere Grenze für die Größe des Umsatzes dar, der sich folgendermaßen gestalten würde: Im Laufe eines Tages wird das 6200fache der vorhandenen Masse umgesetzt.

Wenn wir hier eine noch größere Teilungsgeschwindigkeit ansetzten, wie bei den Algen, z. B. 8 Stunden, so wäre nach einem Tage das 8fache an Körpersubstanz gebildet, während der Umsatz im Betriebsstoffwechsel 780mal intensiver gewesen wäre.

Wenn wir also ansetzen wollen, daß bei den Algen der Betriebstoffwechsel um 10^2 intensiver wie der Baustoffwechsel ist, so wäre für die Bakterien das Verhältnis $1 : 10^3$.

Diese Zahlen zeigen mindestens, wenn sie auch auf Exaktheit keinerlei Anspruch erheben können, daß für alle Fragen des Stoffhaushaltes im Meere der Betriebsstoffwechsel unbedingt die viel größere Bedeutung hat, wie der Baustoffwechsel, daß nur die Kenntnis der Betriebsstoffwechselprozesse ein Verständnis des Zustandekommens der beobachteten Gleichgewichtszustände vermitteln kann.

Das Verhältnis von Bau- und Betriebsstoffwechsel ist aber in diesen Ansätzen viel zu klein gegeben, denn es ist in ihnen ausschließlich der Sauerstoffverbrauch als Maß für den Stoffumsatz verwertet.

Wie wenig geeignet dieses Maß ist, um ein Bild von der wahren Itensität des Umsatzes zu geben, geht aus dem Vergleich des geringen Sauerstoffgehaltes im Meere mit den vorhandenen Kohlenstoffmengen hervor. Mit den 7,6 mg Sauerstoff, die ein Liter enthält, kann nur ein ganz kleiner Teil der vorhandenen Substanzen oxydiert werden. Nach Zahlen, die oben mitgeteilt wurden (s. S. 328) beträgt die Sauerstoffkapazität der Stoffe, die noch einer Oxydation fähig sind, für einen Liter 180 mg, es könnte also nur etwa $^1/_{24}$ der vorhandenen Stoffmenge oxydiert werden, und wenn wirklich, wie es vorausgesetzt wird, sich alle Stoffe am Stoffumsatz beteiligen, so muß dieser ca. 24mal so groß sein, wie er aus dem Sauerstoffverbrauch erschlossen wurde.

Für den Baustoffwechsel haben wir aber außerordentliche hohe Ansätze gewählt, die wohl um das doppelte oder mehr die wirklichen Werte überschreiten, so daß das Verhältnis zwischen Bau- und Betriebsstoffwechsel für die Algen schon auf 1 : 1000 bis 3000 geschätzt werden muß, für die Bakterien auf 1 : 10000 bis 50000. Da die Intensität des Betriebsstoffwechsels pro Liter für beide an-

nähernd gleich ist (s. o.) so würde als mittleres Verhältnis von Bau- und Betriebsstoffwechsel im Meere ein Verhältnis von 1 : 6000 bis 1 : 27000 resultieren.

Die vorstehenden Untersuchungen haben zwei Zustände in bezug auf den Gehalt an löslichen Kohlenstoffverbindungen kennen gelehrt, die wir als Gleichgewichtszustände betrachten können: den Zustand des freien Golfes und den Zustand der Aquarien der zoologischen Station zu Neapel. Sie haben ferner gelehrt, daß der Bakterienstoffwechsel im Aquarien das 1,66fache des Stoffwechsels im Meere beträgt, während der Golf die doppelte Wirkung assimilierender Organismen (Algen) erkennen läßt wie das Aquarium.

Die Frage ist nun, ob die Veränderungen im Bestande der gelösten Kohlenstoffverbindungen sich direkt auf die Veränderungen im Bestand der Planktonorganismen beziehen lassen.

Fassen wir die Kohlensäure als das Produkt des Bakterienstoffwechsels auf, wozu wir wohl berechtigt sind, da die Algen die CO_2, die sie bilden, sogleich wieder zerlegen, so würde der höhere Gehalt an CO_2, der in den Aquarien zu finden ist, direkt auf die Bakterien bezogen werden können. Das Verhältnis der Kohlensäure im Golf und Aquarium ist 27 : 38 = 1 : 1,14, das Verhältnis der Bakterien wie oben erwähnt etwa 1 : 1,6.

Nicht so einfach ist die Menge der gelösten flüchtigen Säuren als Produkt eines einzigen Vorganges aufzufassen: Bakterien verbrauchen bekanntlich organische Säuren vielfach als Nährmaterial, aber auch für Algen ist diese Fähigkeit nachgewiesen.

Andererseits ist es nicht unmöglich, daß die Algen (oder die ihnen anhaftenden Bakterien) in ihrem Stoffwechsel Säuren produzieren, ebenso die freilebenden Planktonbakterien und es läßt sich deshalb kein eindeutiger Schluß daraus ziehen, wenn wir die Menge der flüchtigen Säuren so beträchtlich niedriger im Aquarium als im Golfe finden.

Die Vermehrung der Bakterien um 60 Proz. würde eine entsprechende Abnahme der flüchtigen Säuren erwarten lassen, etwa von 23 auf 14 mg. Ob aber die tatsächliche Verminderung auf etwa 10 mg davon herrührt, daß die Algen weniger produzieren, oder, daß der Säureverbrauch der Bakterien nicht mit ihrem Sauerstoffverbrauch proportional sondern stärker gewachsen ist, läßt sich nicht entscheiden.

Auch die Vermehrung der Kohlenstoffverbindungen, die nicht CO_2 oder flüchtige Säuren sind, um das 1,7fache läßt sich nicht direkt auf verminderte Algen- oder vermehrte Bakterieneinwirkung beziehen.

Wenn wir aber berücksichtigen, daß der Betriebsstoffwechsel als mehrtausendmal intensiver, wie der Baustoffwechsel angesehen werden muß, und daß die Unterschiede im Kohlensäuregehalt von Golf und Aquarium sich direkt auf den vermehrten Betriebsstoffwechsel der Bakterien beziehen ließen, so können wir die Frage, woher die gelösten organischen Stoffe im Meere stammen, mit großer Wahrscheinlichkeit dahin beantworten: die gelösten Kohlenstoffverbindungen des Meeres sind die Produkte des Betriebsstoffwechsels der Meeresorganismen speziell der Algen und Bakterien.

VI. Die Grenzen der Produktion des Meeres an Organismen.

Die Frage, wodurch die Produktion des Meeres an Organismen beschränkt wäre, ist mehrfach in der Planktonforschung Gegenstand der Erörterung gewesen.

Allgemein ist ja klar, daß die Menge an vorhandenen, „notwendigen Stoffen“ irgend welcher Art maßgebend für die Produktionsgröße sein muß, aber in welcher Weise speziell die Begrenzung erfolgt, das war klar zu legen.

Mit einer höchst erstaunlichen Tatsache hatte sich jede derartige Theorie abzufinden, mit der Tatsache, daß die Tropenmeere viel ärmer an Planktonorganismen sind, als jene der gemäßigten oder kalten Zone.

Für die Produktion der Erde an Pflanzen ist seinerzeit dasselbe Problem zu lösen gewesen, und Liebig fand in dem sog. Gesetz des Minimums die Formel für seine Lösung. Der Sinn dieses Gesetzes ist der, daß die Produktion an Pflanzensubstanz nur bis zu dem Punkte gehen kann, an dem irgend ein notwendiger Stoff völlig aufgebraucht, völlig in Verbindungen im Pflanzenkörper übergeführt ist.

Der Stoff, der in minimaler Menge vorhanden ist, regelt den Umfang der Produktion.

Hierbei ist aber vorausgesetzt, daß die fraglichen „notwendigen“ Stoffe nur im Baustoffwechsel Verwendung finden. Das trifft für die Pflanze zu, die ihren Betriebsstoffwechsel mit Hilfe des Kohlenstoffs der Luftkohlensäure aufrecht erhält, alle anderen Stoffe aber, wenn sie im internen Stoffumsatz einen Abbau erfahren haben, wieder dem Stoffwechsel nutzbar macht, und nicht wie die Tiere derartige notwendige Stoffe, nachdem sie abgebaut sind, ausscheidet.

Der Kohlenstoff, der aus der Luft als CO_2 entnommen wird, kann nie völlig in Organismen Kohlenstoff übergeführt werden, weil er außer seiner Bedeutung im Baustoffwechsel beständig im Betriebsstoffwechsel, als Nährmaterial verwendet wird.

Wieviel von irgend einem Stoff in Form von Organismenleibern festgelegt werden kann, das hängt davon ab, in welchem Verhältnis sich ein Stoff an Betriebs- und Baustoffwechsel beteiligt.

Dadurch, daß den höheren Pflanzen ihre eigentliche Nahrung, der aus CO_2 und H_2O photosynthetisch hergestellte Zucker, stets in der Natur in unbegrenzter Menge zur Verfügung steht, gilt für die aus dem Boden entnommenen Stoffe, die wesentlich im Baustoffwechsel Verwendung finden, das Gesetz des Minimum.

Brandt hat, wie erwähnt (s. oben), den Versuch gemacht, dies Gesetz auch auf die Produktion des Meeres anzuwenden, und hat in einer Reihe interessanter Studien den Nachweis versucht, daß es der Stickstoff sei, der im Meere im Minimum vorhanden, dessen Produktion an Organismen regele.

Die relativ geringe Menge von Stickstoffverbindungen, die im Meere vorhanden ist, läßt diesen Gedanken zunächst durchaus berechtigt erscheinen, aber man wird bei genauerer Prüfung doch erkennen müssen, daß auch der Stickstoff nicht in dem oben definierten Sinne „im Minimum“ vorhanden ist.

Brandt unterschätzt zunächst die Menge Stickstoff im Meerwasser prinzipiell, da seine Zahlen sich nur auf die Summe von Ammoniak und Nitrit (Nitrat) Stickstoff beziehen, während der Kjeldahl-Stickstoff (außer NH_3) unberücksichtigt bleibt.

Aber schon aus seinen eigenen Zahlen geht hervor, daß noch mehr Stickstoff im Wasser gelöst enthalten, wie in Form von Organismen gebunden ist.

Auf Grund der oben mitgeteilten Zahlen würde sich das Verhältnis zwischen gelösten Stickstoffverbindungen und Organismenstickstoff wie 1:1850 stellen, indem auf 740 mg gelösten Stickstoff in 1000 Litern nur etwa 0,4 mg Stickstoff aus Organismen entfallen würde (s. oben).

Wenn aber die Ansicht abgelehnt werden muß, daß die Anforderungen des Baustoffwechsels an den Stickstoffbestand des Meeres dessen Fruchtbarkeit regeln, so entfällt auch die Erklärung, die Brandt für die Armut der Tropenmeere gibt, und die darin besteht, daß er eine regere Tätigkeit der denitifizierenden Bakterien und damit einen geringen Stickstoffgehalt annimmt, eine Annahme, die nur durch wenige Daten gestützt erscheint.

Wie aus den ganzen vorstehenden Ausführungen hervorgeht, müssen alle Fragen des Stoffhaushaltes im Meere in erster Linie als Fragen des Betriebsstoffwechsels behandelt werden, und so wird es auch für die Frage der Fruchtbarkeit des Meeres sich als notwendig erweisen.

Wir finden in Lösung das 1850 fache der Stickstoff- und das 20000 fache der Kohlenstoffmenge, die in Form von Organismen vorhanden ist, und würden ein derartiges Verhältnis verständlich finden, wenn der Betriebsstoffwechsel für den Kohlenstoff 20000 mal, für den Stickstoff 1850 mal intensiver wäre, als der Baustoffwechsel.

Nur die Maximalzahl bedarf einer Diskussion: Wir haben im vorigen Abschnitt die Frage nach der Herkunft der gelösten Kohlenstoffverbindungen im Meere erörtert, und hatten bei Berücksichtigung aller Umstände es als höchst wahrscheinlich bezeichnen müssen, daß die Planktonorganismen diese Verbindungen produzieren, da ihr Betriebsstoffwechsel auf etwa das 16000 fache (6000—27000) des Baustoffwechsels angeschlagen werden mußte.

So unsicher diese Zahlen sind, zeigen sie doch die Möglichkeit, daß der Betriebsstoffwechsel so außerordentlich den Baustoffwechsel an Intensität übertrifft, wie es der Fall sein müßte, wenn das Verhältnis von gelösten und geformten Stoffen im Meere ein Ausdruck für einen Gleichgewichtszustand darstellt.

Diese Annahme ist ja die Grundvoraussetzung der vorstehenden Ausführungen.

Geben wir für diesen bestimmten Fall zu, daß die Produktion im Meere dadurch ihre Grenze findet, daß sich ein Gleichgewichtszustand zwischen den Prozessen des Bau- und Betriebsstoffwechsels herausbildet, der unter den obwaltenden Bedingungen keinen weiteren Aufbau lebendiger Substanz gestattet, da der Umsatz im Betriebsstoffwechsel so außerordentlich viel intensiver ist, so eröffnet sich ohne weiteres ein Verständnis für die große Frage in der Lehre von der Produktion des Meeres, für die Frage nach den Ursachen der Armut der Tropenmeere an Plankton.

Nach der Auffassung, die hier vertreten wird, ist der Planktonreichtum eines Meeresteiles bedingt durch:

1. den Gehalt an Nährstoffen,
2. das Verhältnis der Intensität von Bau- und Betriebsstoffwechsel,
3. die spezifische Eigenart der Planktonorganismen (Algen und Bakterien).

Der zweite Faktor, das Verhältnis der Intensität von Bau- und Betriebsstoffwechsel, ist offenbar in hohem Maße abhängig von der Temperatur. Wir sahen im vorhergehenden, eine wie gewaltige Steigerung der Betriebsstoffwechsel durch Temperatursteigerungen erfährt, wie rasch er bei abnehmender Temperatur sinkt. Eine Verschiebung des Gleichgewichtszustandes kommt hierdurch allein freilich nicht zustande, sondern tritt erst dann ein, wenn die Steigerung, bzw. Herabsetzung des Baustoffwechsels durch Temperaturänderungen einem anderen Gesetze folgt, daß ist aber sicher der Fall, wie wir qualitativ aus den Erfahrungen der Pflanzenphysiologie abnehmen könnten, die deutlich die Verschiedenheiten in der Temperaturbeeinflussung von Vorgängen des Bau- und Betriebsstoffwechsels zeigt.

Nehmen wir einmal nur als Paradigma an, daß die Temperatursteigerung für 10° in bezug auf den Betriebsstoffwechsel $Q_{10} = 5$, für den Baustoffwechsel $Q_{10} = 2{,}5$ betragen würde; so wären bei verschiedenen Temperaturen folgende Verhältnisse gegeben:

Temperatur	Maß für die Intensität des		Verhältnis von Bau- u. Betriebsstoffwechsel 1:
	Betriebsstoffwechsels	Baustoffwechsels	
0°	40 000	4	10 000
10°	200 000	10	20 000
20°	1 000 000	25	40 000
30°	5 000 000	63	80 000

Die Proportion zwischen Bau- und Betriebsstoffwechsel steigt dann zwischen 0 und 30° auf das 8fache, d. h. wir könnten hiernach erwarten, daß ein Tropenmeer (Rotes Meer 30°) um das 8fache ärmer an Organismen wäre, wie ein arktisches Meer.

Diese generellen Erörterungen können natürlich nicht alle quantitativen Unterschiede im Planktongehalt der einzelnen Meeresteile oder desselben Meeresteils zu verschiedenen Jahreszeiten erklären, denn dazu sind noch manche andere Daten nötig, z. B. die Kenntnis der Menge gelöster Nährstoffe und des Sauerstoffumsatzes von Algen und Bakterien, der sicher auch spezifische Verschiedenheiten zeigen wird, die bei gleicher Temperatur zur Bildung verschiedener Gleichgewichtszustände führen können.

Das Wesentliche aber ist die Einsicht, daß für die Fruchtbarkeit des Meeres nicht die Menge eines bestimmten Stoffes

nach dem Gesetz des Minimums maßgebend ist, sondern das Verhältnis von Bau- und Betriebsstoffwechsel, durch welches der Anteil geregelt wird, der in Form von Organismen gebunden werden kann, während der Rest für den Betriebsstoffwechsel übrig bleiben muß. Die Wahrscheinlichkeit, daß ceteris paribus bei wechselnder Temperatur die beiden Arten des Stoffwechsels in quantitativ gleicher Weise sich ändern sollten, ist ungemein gering, und aus einem verschiedenen Temperaturgesetz der beiden Prozesse ergibt sich generell die Möglichkeit eines Verständnisses dafür, daß die Produkte des Baustoffwechsels bei höherer Temperatur einen geringeren, bei niederer einen größeren Anteil am gesamten Stoffbestande nehmen können.

In welcher Weise im einzelnen sich der Stoffhaushalt der Tropenmeere vollzieht, daß läßt sich nur durch Untersuchung der im vorstehenden entwickelten Daten entscheiden, was bisher noch nicht geschehen ist. Wir dürften dort auf höchst interessante physiologische Verhältnisse rechnen.

VII. Zusammenfassung.

Die vorliegenden Studien führen zu einer Auffassung vom Stoffhaushalt des Meeres, die prinzipiell verschieden von derjenigen ist, die alle bisherigen Studien auf diesem Gebiet beherrscht und es soll daher der Gang der Untersuchung noch einmal rekapituliert werden, um zu zeigen, welcher Art die neuen Fundamente sind, auf denen sich die abweichende Auffassung des Verfassers aufbaut.

Es geht hieraus gleichzeitig hervor, welche Punkte einer experimentellen Prüfung unterworfen sind, und bei welchen dies noch geschehen kann, also der Weg zur Widerlegung oder Bekräftigung des hier vertretenen Standpunktes.

In erster Linie sind für die Theorie des Stoffhaushaltes maßgebend die Mengen der organischen Stoffe im Meer und das Verhältnis der gelösten und geformten organischen Bestandteile.

Der gewaltige Reichtum des Meeres an gelösten Kohlenstoffverbindungen, den die Kohlenstoffbestimmung auf nassem Wege gezeigt hat, ist ein ganz neues Moment für die Kenntnis der Lebensbedingungen im Meere.

Es ergibt sich, daß 23 000 mal so viel Kohlenstoff in gelösten Verbindungen vorhanden ist, wie in Form von Organismen. Wollte man von dem Kohlendioxyd, das hier mitgerechnet ist, auch nur die Bikarbonat-Kohlensäure als wesentlich für den Stoffhaushalt (Aus-

nutzbarkeit durch Pflanzen) ansehen, so bleibt das Verhältnis doch noch wie 1 : 20000.

Daß derartige Mengen von Stoffen nicht ohne Bedeutung für den Stoffwechsel sein werden, ist von vornherein höchstwahrscheinlich.

Der geringe Sauerstoffgehalt gibt gleichzeitig einen Fingerzeig dafür, daß nur ein kleiner Teil der Umsetzungen im Meere Oxydationen sein können, da die vorhandene Sauerstoffmenge kaum mehr wie 4 Proz. der Sauerstoffkapazität der komplexen Kohlenstoffverbindungen beträgt.

Als weitere neue Erfahrungen schließen sich dieser Kenntnis des Stoffbestandes die Untersuchungen des Stoffumsatzes an.

Als Indikator für die Intensität der Stoffwechselprozesse wurde der Sauerstoffverbrauch gewählt, ein Maß, das nach dem oben Gesagten viel zu klein ist, da im wirklichen Gesamtumsatz wohl 10- oder 20mal mehr Stoffe verarbeitet werden, als wir aus den Oxdationen entnehmen können, für welche allein wir ein Maß im Sauerstoffverbrauch haben. Für die Durchführung der Bestimmungen über den Sauerstoffverbrauch mußten die Bedingungen des Stoffwechselgleichgewichts gestört werden, das normalerweise im Meere besteht. Diese Störung wurde einerseits durch Trennung von Algen und Bakterien durch Filtration, andererseits durch Entziehung des Lichtes bewirkt.

Die Größe des Sauerstoffumsatzes ist schon bei 13° ganz bedeutend und annähernd gleich für Algen und Bakterien, d. h. die Bakterien verbrauchen etwa 1 mg Sauerstoff pro Tag und Liter, die Algen liefern — außer der Deckung ihres Sauerstoffbedarfes — pro Liter noch ungefähr 1 mg Sauerstoffüberschuß.

Der Umsatz beträgt also, bei einem Sauerstoffgehalt von 7,6 mg pro Liter in einem Tage 13,2 Proz. des gesamten Sauerstoffbestandes.

Dabei ergab sich die außerordentlich auffallende Tatsache, daß nicht nur im Licht Prozesse ablaufen, bei denen Sauerstoff frei wird, sondern auch bei völligem Lichtabschluß. Die Prozesse, ihrer speziellen chemischen Natur nach unbekannt, konnten auf Bakterien bezogen werden, die durch Filtration nicht von den Algen trennbar, wahrscheinlich an deren Gallerthüllen haften.

Die Wirkung dieser Organismen ist derart bedeutend, daß es nicht möglich war, selbst durch 16tägigen Aufenthalt im Dunkeln Seewasser sauerstofffrei zu machen, es erfolgt nur ganz langsame Abnahme, unterbrochen von neuem Anwachsen des Sauerstoffgehaltes.

Für die Lehre von den Sauerstoffquellen der lichtlosen Meerestiefen ist die Erforschung dieses Prozesses vielleicht von Wichtigkeit.

Von wesentlicher Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der gelösten Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen im Meere war die Beobachtung, daß mit einer Veränderung der Zusammensetzung des Planktons auch erhebliche Veränderungen im Bestand der gelösten Stoffe verbunden waren. In den Aquarien der Station zu Neapel war die Bakterienwirkung um $^2/_3$ höher, wie im Golf, die Algenwirkung nur halb so intensiv und die Veränderungen im Stoffgehalt entsprachen durchaus dieser veränderten Komposition, indem die CO_2 einen ganz entsprechenden Zuwachs zeigte, wie die Bakterienwirkung. Auch in bezug auf die übrigen Stoffgruppen ließen sich die Differenzen zwischen Golf und Aquarium als eine Folge des veränderten Plankton auffassen.

Die Interpretation dieser erperimentellen Erfahrungen liefert eine Reihe von Momenten, die maßgebend für die Theorie des Stoffhaushaltes im Meere sind.

Zunächst erforderte die auffällige Tatsache, daß Algen und Bakterien einen Sauerstoffumsatz haben, der durchaus von derselben Größenordnung ist, insofern Beachtung, als die Masse dieser beiden Planktonkomponenten äußerst verschieden ist, indem jene der Algen die der Bakterien um das 22fache übertrifft.

Diese Beobachtung zeigt, wie sehr wir in die Irre gehen müssen, sobald wir die Bedeutung irgend einer Komponente des Planktons nach ihrem Volumen, ihrer Masse beurteilen. Unter Heranziehung einer Reihe Erfahrungen der vergleichenden Physiologie konnte es wahrscheinlich gemacht werden, daß die Intensität eines Stoffumsatzes mit abnehmender Größe der Individuen nach einem bestimmten Gesetz wächst, daß durch die veränderte Proportion von Inhalt und Oberfläche gegeben ist.

Wenn wir bei Umrechnung auf die Masseneinheit finden, daß der Stoffwechsel der Bakterien außerordentlich viel intensiver ist, als jener der Algen, so verschwindet dieser Unterschied auf der Stelle, wenn wir die Intensität des Umsatzes auf die Flächeneinheit beziehen.

Die Oberflächen aller Bakterien im Plankton sind fast ebenso groß, wie jene aller Algen.

Setzen wir die Gesamtoberfläche aller Planktonorganismen gleich 1000, so beträgt die Oberflächenentwicklung der

Protophyten 423	Bakterien 400
Prytozoen 29	Metazoen 148.



Nehmen wir also an, daß der Stoffumsatz der Organismen in seiner Größenordnung durch die Oberflächenentwicklung bestimmt ist, so müssen wir den Bakterien und Algen etwa den gleichen Anteil am Gesamtstoffwechsel zuschreiben, wie dies die experimentelle Erfahrung ja als richtig erwiesen hat.

Es bleibt dann für die Gesamtheit der Metazoen, deren Masse doppelt so groß als die der Algen und Bakterien ist, nur ein Anteil von 14,8 Proz. am Gesamtumsatz, also 5,6 mal weniger, wie auf Algen und Bakterien fällt.

Fassen wir den Zustand des Meeres in einem gegebenen Moment als einen Zustand des Stoffwechselgleichgewichts auf, so ergeben sich aus dem Verhältnis der geformten und gelösten Stoffe Schlüsse auf das Verhältnis der Intensität des Baustoffwechsels zum Betriebsstoffwechsel.

Entsprechend den oben angegebenen Werten müßte der Betriebsstoffwechsel etwa 20 000 mal intensiver als der Baustoffwechsel sein, wenn die Verteilung der Stoffe im Meere die Folge der Lebenstätigkeit der Planktonorganismen wäre.

Eine Überschlagsrechnung zeigte, daß ein derartiges quantitatives Verhältnis sehr wohl zu den Erfahrungen über die Intensität des Stoffumsatzes durch die Planktonorganismen stimmt, und andererseits ergab, wie erwähnt, die Untersuchung der Unterschiede von Golf und Aquarien den Schluß, daß hier in der Tat die veränderten Stoffwechselprozesse des Planktons eine durchaus veränderte Verteilung der gelösten Stoffe zur Folge gehabt hat.

Nach alledem gestaltet sich das Bild der Stoffumsetzungen im Meere folgendermaßen:

Im Stoffwechsel der Algen werden in großer Menge lösliche Kohlenstoffverbindungen gebildet und an das Meerwasser abgegeben, vielleicht nachdem ein erheblicher Teil schon durch die den Algen anhaftenden Bakterien Veränderungen erfahren hat.

Bedeutende Mengen Sauerstoff werden hierbei im Licht frei, während die Bakterien (vielleicht Nitrobakterien) auch im Dunkeln Sauerstoff entbinden können.

Von den gelösten Kohlenstoffverbindungen, sowie zum sehr geringen Teil von den Leibern der Planktonalgen lebt die ganze Masse der Meerestiere, d. h. sie baut einerseits ihre gesamte Körpersubstanz aus diesen Stoffen auf und verwendet sie außerdem als Nahrung im Betriebsstoffwechsel, und diese letztere Verwendung stellt vieltausendmal höhere Anforderungen an die Stoffzufuhr als der Baustoffwechsel.

Bei der großen Sauerstoffarmut des Meeres können in überwiegender Masse nur unvollständige Oxydationsprodukte im Betriebsstoffwechsel der Bakterien sowohl, wie der höheren Meerestiere entstehen und die Notwendigkeit der Vervollständigung des Zyklus der Umsetzungen im Meere führt zu dem Postulat, daß die Planktonalgen nicht nur CO_2, sondern auch derartige lösliche Verbindungen verarbeiten und in Formen überführen können, in denen sie anderen Organismen wieder als Energiequelle und Baumaterial dienen können. Ein Beweis des Vorkommens solcher Prozesse ist für Planktonalgen noch nicht erbracht, hier besteht also noch eine bedeutende Lücke in der Lehre vom Stoffhaushalt des Meeres.

Das Problem der Grenzen der Produktion des Meeres an Organismen erscheint hiernach gleichfalls in einem neuen Lichte und seine Lösung muß darin gesucht werden, daß für den Organismenbestand des Meeres, für die Verteilung aller Stoffe auf Organismen und Lösung maßgebend ist: das Verhältnis von Bau und Betriebsstoffwechsel. Die große Wahrscheinlichkeit, daß dieses Verhältnis mit einer Veränderung der Temperatur sich in bestimmtem Sinne ändern wird, gibt ein Verständnis für die Unterschiede im Organismenreichtum der kälteren und wärmeren Meere.

Nachdruck verboten.

Chemische und biologische Untersuchungen von ägyptischem Mumienmaterial, nebst Betrachtungen über das Einbalsamierungsverfahren der alten Ägypter.

Von

W. A. Schmidt.

(Aus der chemischen und gerichtschemischen Abteilung der Government School of Medicine, Kairo, Ägypten.)

Die bisherigen Mumienuntersuchungen wurden fast ausschließlich aus kunsthistorischem oder anatomischem Interesse vorgenommen.[1]) Nur selten haben sich Forscher der Frage zuwandt, woraus das Mumienmaterial, welches, nebenbei bemerkt, seinen volkstümlichen Ruf als Heilmittel scheinbar bis heute noch nicht eingebüßt hat,[2]) denn eigentlich besteht. Ist die Zersetzung des menschlichen Körpers im Laufe der Jahrtausende eine so vollständige gewesen, daß die Mumien jetzt

[1]) In der vor kurzem erschienenen, auf eingehender anatomischer Untersuchung einer großen Anzahl Mumien beruhenden Abhandlung G. ELLIOT SMITH's, Mémoires présentés a l'Institut Egyptien, Tome V, Le Caire, 1906, wird dies Thema gründlich und sachlich behandelt.

[2]) Vgl. THOMAS JOSEPH PETTIGREW, History of Egyptian Mummies, London 1834. Ferner A. WIEDEMANN, Bonn, Mumie als Heilmittel. Ztschr. für rheinische und westfälische Volkskunde, 1906, 1. Heft. — Den Ausführungen WIEDEMANN's füge ich hinzu, daß die Mumie auch heutigentags noch Handelsartikel ist. E. Merck, Darmstadt, offeriert in seinem Katalog: „Mumia vera aegyptica, solange Vorrat, Kilo Mk. 17,50."



nur noch als ein mit pergamentartiger Haut umgebenes Skelett, bzw. als ein Konglomerat von Bandagen, Nilschlamm, Pech, Asphalt und Harzstoffen angesehen werden kann, oder, sollten sich doch noch diese oder jene organischen Bestandteile des menschlichen Körpers bis auf den heutigen Tag erhalten haben?

Die meines Wissens einzigen über diesen Gegenstand veröffentlichten Versuche betreffen den Blutfarbstoff und den „biologischen“ Eiweißnachweis.

Nach Fouquet's [1]) Mitteilung behauptet Lacassagne, in den Gewebsstücken einer Mumie und an einem Stück Mumienleinen Blut mittels der „Hämoglobinreaktion“ nachgewiesen zu haben. Ferner liegen Versuche vor von Uhlenhuth u. Beumer, [2]) v. Hansemann, [3]) J. Meyer [4]) und Uhlenhuth, [5]) welche bezweckten, den menschlichen Ursprung des Mumienmaterials mittels der Präzipitinreaktion zu bestimmen. Wie ich unten anführen werde, widersprechen sich die Resultate dieser verschiedenen Forscher. — Weitere diesbezügliche Angaben sind mir nicht bekannt.

Die mir hier gebotene günstige Gelegenheit, direkt an der Quelle das beste Untersuchungsmaterial erhalten zu können, veranlaßte mich, schon vor Jahren dieses Thema, wenn möglich erschöpfend zu bearbeiten, und zwar nicht nur in bezug auf Blutfarbstoff und Eiweiß, sondern auch hinsichtlich anderer, dem animalischen Körper eigentümlichen Verbindungen. Wenn diese Untersuchungen, die nur sporadisch vorgenommen wurden, auch noch nicht abgeschlossen sind, so haben die im Laufe der Jahre mit dem verschiedenartigsten Mumienmaterial unternommenen Versuche doch schon schöne Erfolge ergeben.

Ich habe bis jetzt festgestellt, daß im Mumiengewebe nicht nur feste und flüchtige Fettsäuren zum

---

[1]) Fouquet, Bulletin de l'Institut Egyptien, Le Caire, Annee 1896, p. 93. Es ist dies eine Beschreibung der mit Nilschlamm ausgestopften Mumien der XXI., sog. Priesterdynastie. Diese Abhandlung enthält viele irrtümliche Angaben. Sie sind inzwischen von Elliot Smith (l. c.) richtiggestellt worden.

[2]) Uhlenhuth und Beumer, Ztschr. für Medizinalbeamte, 1903, Nr. 5 u. 6.

[3]) v. Hansemann, Mitteilung in der Sitzung der Physiologischen Gesellschaft zu Berlin, am 12. Febr. 1904. Deutsche Med. Wochenschrift, 1904, S. 572.

[4]) J. Meyer, Münchener Med. Wochenschrift, 1904, S. 663.

[5]) Uhlenhuth, Deutsche Med. Wochenschrift, 1905, Nr. 6.

Teil in beträchtlicher Menge, vorhanden sind, sondern daß sich auch noch Eiweißkörper, intaktes Fett und Cholestearin mittels einwandfreier chemischer Reaktionen nachweisen lassen.

Es ist eine interessante Tatsache, daß diese Stoffe, die sonst ziemlich schnell der Fäulnis anheimfallen, infolge der konservierenden Wirkung des trockenen ägyptischen Klimas sich Jahrtausende lang erhalten haben. Zweifellos wird die weitere Untersuchung diesen bis jetzt von mir nachgewiesenen Verbindungen noch andere anreihen.

Der Nachweis von Hämoglobin bzw. dessen Spaltungsprodukten ist mir trotz der eingehendsten Versuche nicht gelungen, obwohl, wie oben erwähnt, gerade der Hämoglobinnachweis von anderer Seite behauptet worden ist.

Über den Nachweis von Fettsäuren, Fett und Cholestearin.

Sämtliches von mir untersuchte Mumienmaterial, gleichgültig welchen Zeitalters, zeigte eine stark saure Reaktion, und zwar das der früheren prähistorischen Periode, sowohl als das den historischen Zeitaltern angehörige. Von letzteren Mumien waren besonders die koptischen auffallend sauer. Da nun die prähistorischen Mumien bestimmt nicht einbalsamiert sind und die koptischen wahrscheinlich nur das Kochsalzbad[1]) erhalten haben, so dürfen wir den Ursprung der Säure keineswegs irgendwelchen Konservierungsstoffen zuschreiben. Aus meinen Untersuchungen geht nun deutlich hervor, daß die saure Reaktion, die auch von Uhlenhuth bei seinen Mumienuntersuchungen bemerkt wurde, von Fettsäuren herrührt, die in erheblicher Menge im Mumiengewebe vorhanden sind.

Ein Orientierungsversuch zeigte, daß 10 g fein pulverisierter, in Wasser aufgeschlemmter Mumiensubstanz (Milz) aus der XXI. Dynastie, 8 ccm Normalalkali zur Neutralisation benötigten. Die Destillation derselben Substanz mit Wasserdämpfen ergab ein saures Destillat und eine mit Wasserdämpfen flüchtige, aber in Wasser unlösliche Säure, welche alfiltriert und aus Alkohol umkristallisiert den Schmelzpunkt 43 bis 44° besaß und demnach Laurinsäure sein müßte. Das Destillat hatte den unverkennbaren Geruch flüchtiger Fettsäuren. — Durch Extraktion mit Petroleumäther erhielt ich aus 15 g der gleichen Masse, nach

[1]) Siehe S. 388 und Anm. 3 S. 373.

Verdunstung des Äthers, 4,8 g einer gelbbraunen, wachsartigen Masse, die hauptsächlich aus festen Fettsäuren bestand, aber auch Spuren von intaktem Fett enthielt.

Die Ätherextraktion der Armmuskulatur einer Koptenmumie ergab ca. 20 Proz. Fettsäuren. Die ebenso untersuchte Koptenlunge bestand sogar zu 60 Proz. aus Fettsäuren.[1]) In letzterer konnte ebenfalls intaktes Fett sowie Cholestearin nachgewiesen werden.

Diese Beispiele mögen genügen, um den erheblichen Fettsäurengehalt des Mumienmaterials darzutun. Die sich hieraus ergebenden Schlußfolgerungen hinsichtlich der im Laufe der Jahrtausende stattgefundenen Zersetzung des Mumiengewebes, sollen am Schluß erörtert werden.

Aus einer gelblich-weißen Substanz, mit der Dr. ELLIOT SMITH [2]) die Mundhöhle einer Mumie der XXI. Dynastie ausgestopft vorfand und welche Masse, wie ich feststellte, aus Soda und fettsaurem Natrium bestand, isolierte ich ein Gemisch von Butter- und Valeriansäure. Mit diesen 3000 Jahre alten organischen Säuren konnte ich ohne Schwierigkeit die lieblich riechende Fruchtessenz — den Ananasäther — darstellen. Ich vermute, daß diese in der Mundhöhle vorgefundene Masse ursprünglich eine Paste von Trona — der in Ägypten natürlich vorkommenden Soda — und Butter gewesen ist.[3])

Der Nachweis von intaktem Fett (Glyzerin), welches nur noch spurenweise im Mumienmaterial vorhanden war, gelang allerdings nur mit Schwierigkeit. Zwecks Trennung der Glyzerinspuren von dem fast gänzlich aus Fettsäuren bestehenden Petrolätherextrakt (s. oben) wurde das von HOPPE-SEILER-THIERFELDER (Physiologisch und Pathologisch chemische Analyse, 1903, S. 85) angegebene Verfahren angewandt. Zum Nachweis des Glyzerins in der auf diese Weise isolierten glyzerinhaltigen Masse, wurde diese mit wasserfreiem Kaliumbisulfat erhitzt. Die Zersetzungsgase reduzierten ammoniakalische Silberlösung deutlich (Akrolein), während die mit Stearinsäure (MERCK) in gleicher Weise angestellten blinden Versuche negativ verliefen.

Das von mir aus dem Petrolätherextrakt einer Koptenlunge isolierte Mumiencholestearin zeigte die komplizierten Farberscheinungen der SALKOWSKI'schen und LIEBERMANN-BURCHARD'schen Proben mit geradezu verblüffender Deutlichkeit. Die während der Reaktionen eintretenden Farbänderungen, die Fluoreszenz, traten in der Tat ebenso schön und charakteristisch auf, wie bei der Vergleichsprobe mit einem MERCK'schen Präparate.

---

[1]) Die mit Petroleumäther extrahierte Koptenlunge stellte ein schönes sattbraunes Pulver dar, welches als Malerfarbe zweifellos Anklang finden würde. Bekanntlich wird geeignetes Mumienmaterial von manchen Künstlern für diese Zwecke sehr geschätzt.

[2]) G. ELLIOT SMITH, l. c.

[3]) Die gleiche Masse wurde bei einigen Mumien auch im Brustkasten vorgefunden. Vgl. S. 388.



Versuche über den Nachweis von Hämoglobin und dessen Derivaten.

In der Literatur finde ich hierüber nur die Angabe von Dr. FOUQUET[1]) (Cairo) in seinem Aufsatz: „Note pour servir a l'histoire de l'Embaumement en Egypte.“ FOUQUET, der Stücke von Mumienhaut und Bandagen (XXI. Dyn.) an LACASSAGNE, Professor der gerichtlichen Medizin (Lyon), zur Untersuchung schickte, berichtet über das Ergebnis wie folgt: „... les tissus ont gardé leur couleur, les éléments anatomiques sont encore très reconnaissables. Quelques-uns de ces tissus et les linges qui les touchaient ont pu fournir au Professeur LACASSAGNE à qui je les ai envoyés à Lyon la réaction de l'hémoglobine caracteristique des taches de sang.“

Hiernach müßte LACASSAGNE mit dem Mumienmaterial entweder die TEICHMANN'schen Häminkristalle erhalten haben, oder es ist ihm der spektroskopische Blutnachweis gelungen, denn nur diese beiden Proben sind für den Blutfarbstoff charakteristisch. Sonstige Nachweismittel kommen für den gerichtlichen Experten wohl nie ernstlich in Frage.

Meine eigenen im Laufe der letzten 7 Jahre bei jeder Gelegenheit vorgenommenen Versuche mit dem aussichtsvollsten Mumienmaterial verschiedenster Zeitalter sind durchaus negativ verlaufen. Ich selbst habe nie eine positive Häminreaktion erhalten können.

Das älteste Material, mit dem ich arbeitete, entstammte der sogenannten früheren prähistorischen Periode,[2]) ca. 500 bis 1000 vor MENES, es ist demnach jetzt rund 6000 Jahre alt. Diese in der Embryonallage aufgefundenen Mumien sind nicht einbalsamiert, der Prozeß war damals noch unbekannt. Das jüngste Material waren Koptenmumien — ca. 500 n. Chr., die ebenfalls nicht, wenigstens nicht im üblichen Sinne, einbalsamiert sind.[3]) — Letztere

[1]) FOUQUET, l. c.

[2]) Diese interessanten Mumien, die zuerst von FLINDERS PETRIE entdeckt wurden, sind vor einigen Jahren von Dr. GEORGE A. REISNER, dem Leiter der Hearst Egyptological Expedition of the University of California, in großer Anzahl in Nag ed dêr, gegenüber Guirgeh, Oberägypten, gefunden worden.

[3]) Diese Mumien aus dem christlichen Zeitalter sind in Akhmim, Oberägyten, gefunden worden. Wie Dr. ELLIOT SMITH und Dr. DERRY, die sie anatomisch untersuchten, mir mitteilten, sind die Brust- und

Mumien sind alle mehr oder weniger feucht. Wie ich nachweisen konnte, ist diese Eigenschaft auf einen starken Fettsäurengehalt zurückzuführen (vgl. Seite 371).

Es würde zu weit führen, wollte ich alles Material erwähnen, das ich bearbeitet habe. Meine Kollegen Prof. Elliot Smith und Dr. Derry waren so liebenswürdig, mir aus der Mumiensammlung der Anatomischen Abteilung der School of Medicine, wie auch aus dem Ägyptischen Museum solches Material zu übermitteln, das für diese und die weiteren Versuche am aussichtsreichsten war. Nur um Beispiele zu geben, will ich einige Mumienteile anführen, die ich zum Abschluß noch während der letzten Monate eingehend auf Blut untersuchte.

1. Teil der Lunge[1]) einer Koptenmumie (500 n. Chr.). Dunkelbraune, bröckelige, aber doch knetbare Masse, noch feuchtem Blutkuchen sehr ähnlich. Stark fettsäurenhaltig.

2. Teile der Aorta und Venae cavae einer Koptenmumie; ähnliche Masse wie die vorige.

3. Teile der Vena cava inferior nebst Zuflüssen. Mumie der XXI. Dynastie (Priesterdynastie, 950—660 v. Chr.). — Harte, im Mörser leicht pulverisierbare Masse. Struktur der Venen beim Durchschnitt deutlich erkennbar; ein zusammengepreßter Schlauch, dessen Innenseite mit einer leicht ablösbaren Schicht von angetrocknetem „Blut“ bekleidet war.

4. Teile der großen Blutgefäße (der Herzgegend entnommen), Mumie der XXI. Dynastie. — Eigenschaften genau wie unter 3. vermerkt.

5. Ein schwarzbrauner Klumpen, den Dr. Elliot Smith an einer Mumie der XVII. Dynastie (ca. 1600 v. Chr., Soquounri, letztem König dieser Dynastie) fand. Der Klumpen befand sich, nach Entfernung der Bandagen, direkt unter der Haut der unteren Kinnbacke, über einer Fraktur, die, wie Dr. Elliot Smith annimmt, wahrscheinlich von einem Speer verursacht wurde. (Der Schädel zeigte ebenfalls mehrere Frakturen.) Die Masse glich in auffallender Weise dem unter 1. und 2. erwähnten Koptenmaterial, sie sah angetrocknetem Blut täuschend ähnlich und muß ursprünglich zweifellos Blut gewesen sein. — Jetzt bestand die Masse in der Hauptsache aus Fettsäuren.

Baucheingeweide noch sämtlich im Körper vorhanden. Auch aus der äußeren Beschaffenheit geht hervor, daß die Leichname nicht, wie dies bei der Einbalsamierung in dynastischen Zeiten zwecks Herausnahme der Eingeweide üblich war, geöffnet worden sind.

[1]) Die von mir untersuchten Stücke wiesen deutlich die Rippeneindrücke auf. Auch nach der Lage des Organes zu urteilen, war dies ohne Zweifel die Lunge.

6. Teile eines Organs (wahrscheinlich Milz) einer Priestermumie, XXI. Dynastie. — Pulverisierbare, braune Masse.

7. Blutvenen einer natürlichen Mumie der früheren prähistorischen Periode, ca. 4000 v. Chr. — Diese waren, wenn auch nicht so gut erhalten als die oben erwähnten Venen der XXI. Dynastie, doch noch leicht als solche erkennbar. Eine spröde Masse, deren Innenseite ebenfalls mit einer leicht ablösbaren, dunkelbraunen Haut (? Blut) belegt war.

Günstigeres Material als das hier angeführte, ist für den Blutnachweis wohl kaum denkbar, trotzdem waren meine Bemühungen vergeblich.

Auf die Untersuchungsmethoden will ich nicht näher eingehen. Ich will nur erwähnen, daß infolge des Fettsäuren- und Fettgehaltes, besonders des Koptenmaterials und des „Blut"klumpens der XVII. Dynastie, dieses Material vor der Blutuntersuchung gründlich mit Petroleumäther extrahiert und dann der fettsäurenfreie Rückstand der Häminprobe usw. unterworfen wurde. Ich will ferner hinzufügen, daß sämtliche Kunstgriffe, noch etwa vorhandenen Blutfarbstoff in Lösung zu bringen und zu konzentrieren, angewandt wurden. Selbst wochenlanges Extrahieren mit (steriler) Kochsalzlösung (unter Einleiten von CO_2), sowie mit Lösungen von Borax, Cyankalium und Ammoniak führte zu keinem Erfolg.

Der negative Ausfall der Häminprobe ist nun allerdings noch kein endgültiger Beweis dafür, daß in dem von mir untersuchten Mumienmaterial kein Hämoglobin oder dessen Spaltungsprodukte mehr vorhanden sind, denn diese könnten sich infolge ihrer, durch das Alter bewirkten Unlöslichkeit in Eisessig, dem Nachweis mittels der Häminprobe entzogen haben. Wie ich in meiner hiesigen Gerichtspraxis tagtäglich beobachten kann, begünstigt gerade das heiße, trockene Klima Ägyptens in ganz auffallender Weise das Unlöslichwerden des Blutes, wodurch der Nachweis bedeutend erschwert wird. Beispielsweise sei erwähnt, daß auf Leinwand angetrocknetes Blut aus dem Jahre 1902, in einer Schublade aufbewahrt (höchste Laboratoriumstemperatur im Sommer etwa 35°), jetzt schon so unlöslich ist, daß es bei unmittelbarer Behandlung der Flecken mit Eisessig nicht gelingt, Häminkristalle zu erhalten; erst längeres Einweichen in verdünnter Boraxlösung bewirkt geringe Lösung des Blutes.

In solchen Fällen ist es nun möglich auf anderem Wege zum Ziel zu gelangen. Bekanntlich erhält man durch Behandlung von Blut — Hämoglobin oder dessen Derivate — mit (warmer) konzentrierter Schwefelsäure das Hämatoporphyrin, welches sich durch ein charakteristisches Absorptionsspektrum auszeichnet, und somit den einwandfreien Blutnachweis auch in solchen Fällen gestattet, wo die Häminreaktion, infolge der Unlöslichkeit des Untersuchungsmaterials in Eisessig, versagt.

Es wurden Schwefelsäurelösungen von sämtlichen oben erwähnten Mumienmaterial spektroskopisch untersucht, besonders auch die blutähnliche Schicht der Blutgefäße. Das Resultat war ein vollkommen negatives; in keinem Falle war auch nur eine Andeutung des charakteristischen Spektrums wahrzunehmen. Dagegen trat dieses sofort auf, sobald den Schwefelsäure-Mumien„blut“lösungen eine geringe Quantität von Schwefelsäure-Hämatoporphyrin (der Vergleichslösung) zugefügt wurde: Die spektroskopischen Versuche lieferten somit den vollgültigen Beweis, daß im Mumienmaterial Hämoglobin bzw. Hämatin, Hämochromogen, Hämatoporphyrin, nicht mehr nachzuweisen sind.[1])

Die van Deen'sche Guajakprobe habe ich wegen der Unsicherheit, welche ihr auch bei Beobachtung aller vorgeschlagenen Kautelen noch anhaftet, nur vereinzelt angewandt. Manchmal trat allerdings nach wenigen Minuten, im Gegensatz zu den Kontrollen, eine schwache Blaufärbung auf, doch dürfte diese kaum für die Anwesenheit von Blutfarbstoff beweisend sein, denn das Mumienmaterial kann auch andere sauerstoffübertragende Stoffe enthalten.

Wie sind nun aber die diesbezüglichen positiven Angaben Lacassagne's zu erklären, der Gewebestücke nur einer einzigen Mumie (XXI. Dyn.) auf Blut untersuchte und hiermit angeblich Erfolg hatte, während meine, an unzähligem Material vorgenommenen Versuche negativ verliefen? Ich vermute, die Angaben Lacassagne's beruhen auf einer Täuschung. Dies geht eigentlich schon aus seinen weiteren Behauptungen hervor. Lacassagne gibt nämlich, nach Fouquet's Mitteilung, an (vgl. oben), die „Blutreaktion“ nicht nur mit den Gewebsstücken der Mumie, sondern ebenfalls von Flecken der sie einhüllenden Bandagen erhalten zu haben. Diese Mumienbandagen sind mir wohlbekannt, ich habe viele in den Händen gehabt, besonders die der Priesterdynastie, welche Lacassagne untersuchte. Sie haben — hauptsächlich die, welche nächst dem Körper waren — große, rotbraune, frisch angetrocknetem Blut täuschend ähnlichsehende Flecken, haben z. T. das Aussehen als wenn sie mit Blut geradezu getränkt worden seien, sind einigermaßen elastisch

[1]) Das nach Literaturangaben älteste Material, mit dem der Blutnachweis noch gelang, war 260 Jahre alt. Vitali konnte aus dem Inhalte eines Grabes dieses Alters Häminkristalle darstellen. (Otto, Ausmittelung der Gifte, 1896, S. 248.)



und klebrig. Eine nähere Untersuchung meinerseits zeigte indessen, daß diese Flecken nicht aus Blut bestehen, wie LACASSAGNE angibt, oder Blut enthalten, sondern daß sie von Gummischleim und Harzstoffen herrühren, welche Klebemittel die alten Ägypten offenbar anwandten, um ein besseres Haften der Bandagen zu bewirken. — Die ungewöhnliche Blutähnlichkeit des Materials ist in der Tat verfänglich und sie scheint LACASSAGNE zu seiner Behauptung veranlaßt zu haben, sachgemäße Versuche können, meines Erachtens, kaum von ihm angestellt worden sein.[1])

Über den chemischen Nachweis von Eiweiß im Mumienmaterial.

Daß in den Mumien in der Tat noch intaktes Eiweiß vorhanden ist, konstatierte ich zuerst an einigen Sehnen, die ich beim Auspacken einer Mumie der XXI. Dynastie auffand. Die Sehnen waren vorzüglich konserviert, bernsteinfarbig, teilweise elastisch und klebrig, andere wieder brüchig. Mit physiol. Kochsalzlösung behandelt, lieferten sie mitunter schon nach wenigen Minuten eine gelbliche, stark schäumende, ziemlich klare, saure Lösung, die eine schöne blauviolette Biuretreaktion gab. Das Ungelöste hatte eine stark klebrige, leimartige Beschaffenheit von deutlichem Somatosegeruch. Die mit diesem günstigen Material fortgesetzten Versuche zeigten, daß die Sehnen und auch die Knorpel anderer Mumien ausgezeichnet konserviert waren und ebenfalls die

---

[1]) LACASSAGNE geht jedoch noch weiter. Ein Stück von Mumienhaut genügt ihm, die Todesursache des alten Ägypters feszustellen; die Diagnose lautet: Tod durch Ertrinken; Leichnam länger als 15 Tage im Wasser gelegen! Da diese sensationelle Diagnose vielleicht den Gerichtsarzt interessiert, will ich die diesbezügliche Angabe FOUQUET's wörtlich wiedergeben. FOUQUET schreibt (l. c.): „Un fragment de peau d'une autre momie a permis a l'éminent medécin légiste, d'affirmer que la mort du sujet avait été causée par l'immersion et que le cadavre avait dû sejourner plus de quinze jours dans l'eau. Ces curieuses constatations permettent de se rendre compte du degré de conservation de pareilles momies.“ Und dies beansprucht ernst genommen zu werden! Das 19. Jahrhundert hat zwar staunenswerte wissenschaftliche Fortschritte gemacht; aber diese Behauptung LACASSAGNES dürfte wohl auch dem Laien zu kühn erscheinen. Es ist mir unbegreiflich, wie Dr. FOUQUET als Arzt, diese Mitteilung LACASSAGNES in seinem Bericht aufnehmen konnte, selbst wenn sie von einem namhaften Professor der gerichtlichen Medizin stammt!

Biuretreaktion gaben; sie gelang sogar mit den Sehnen der allerältesten Mumien, denen der früheren prähistorischen Zeit (ca. 6000 Jahre alt).

Nachdem somit in den Sehnen und Knorpeln Eiweiß nachgewiesen war, wurde auch anderes Mumienmaterial näher untersucht. Es stellte sich hierbei heraus, daß auch in der Haut und Muskulatur sowie in den Blutvenen, der Lunge (Koptenmumie) und Milz noch Eiweiß nachgewiesen werden konnte. Die Untersuchung dieses Materials war mühsamer, denn die Lösungen desselben waren meistens so dunkel gefärbt, daß die Farbreaktionen verdeckt wurden. Mit ausgesuchtem, gereinigtem Material gelang der Nachweis aber ohne Schwierigkeit. Als Beispiel erwähne ich folgenden Versuch.

Die Haut (der XXI. und XXVI. Dynastien) wurde vom anhaftenden „Mumienstaub" gründlich gereinigt.[1]) Das gewöhnlich spröde Material wurde fein pulverisiert und mit Kochsalzlösung unter häufigem Umschütteln bis zum nächsten Tag stehen gelassen. Die stark schäumenden Kochsalzextrakte waren gelblich, das Ungelöste war stark aufgequollen. Diese Eiweißlösungen gaben die Biuretreaktion meistens mit blauvioletter Farbe, bisweilen war sie rein violett oder auch rötlich. — Die mit verdünnter Sodalösung hergestellten Extrakte gaben die Biuretprobe in den Fällen, wo die Lösungen nicht zu dunkel gefärbt waren, noch intensiver; gewöhnlich waren sie aber wegen ihrer starken Braunfärbung für die Biuretprobe nicht geeignet.

Durch den positiven Ausfall dieser Haupteiweißprobe ist erwiesen, daß es sich in der Tat um eigentliches Eiweiß handelt, denn die Biuretreaktion dient bekanntlich zur Abgrenzung der wirklichen Eiweißkörper von den nicht mehr eiweißartigen, einfacheren Spaltungsprodukten desselben.

Von anderen Eiweißproben sei erwähnt, daß die MILLON'sche Reaktion in den meisten Fällen positiv ausfiel; die rosa-rote Färbung war deutlich und charakteristisch, Auch die MOLISCH'sche Probe gelang. Letztere

---

[1]) Falls der Körper angestrichen war, wie ELLIOT SMITH (l. c.) dies vielfach bei Mumien der XXI. Dynastie konstatierte, so mußte die Farbe vor der weiteren Untersuchung natürlich sorgfältig entfernt werden. Die Farbe bestand, wie ich feststellte, aus Ocker und Gummischleim. In Dr. ELLIOT SMITH's Abhandlung (l. c.), in welcher einige Resultate meiner Mumienuntersuchung mit angeführt sind, ist, infolge eines Mißverständnisses meiner diesbezüglichen mündlichen Mitteilung, die Zusammensetzung der Farbe irrtümlicherweise als „chrome yellow and gum" anstatt „yellow ocre and gum" angegeben.

sogar sehr gut mit einem gelblichen Pulver (Eiweiß), welches ich aus der erwähnten Milz durch Alkoholfärbung des Kochsalzauszuges isolierte.

Wenn diese Reaktionen für Eiweiß auch weniger charakteristisch sind, so ist ihr positiver Ausfall, zusammen mit der Biuretprobe doch immerhin von Interesse.

Es enthalten also nicht nur die Mumien der historischen Zeiten, sondern sogar die ältesten uns bekannten, nicht einbalsamierten Mumien der sogenannten früheren prähistorischen Periode noch intakte Eiweißstoffe.

Auf die weitere Frage, welche Eiweißkörper hier vorliegen, will ich nur kurz folgendes bemerken. Es war vor allem interessant zu untersuchen, ob das Mumieneiweiß noch echte, koagulierbare Eiweißkörper enthält, oder ob es gänzlich aus den Spaltungsprodukten der nativen Eiweiße — aus Albumosen, Peptonen — und ferner den, dem Bindegewebe eigentümlichen, leimartigen Albuminoiden besteht. Folgende Versuche geben hierüber einige Aufklärung.

Die Mumieneiweißlösungen blieben beim Kochen mitunter vollkommen klar, häufig entstand aber eine geringe Trübung, resp. Fällung. Die Salpetersäurekochprobe ergab mit vielen Lösungen einen ziemlich voluminösen Niederschlag, der beim Erhitzen gewöhnlich fast vollständig aufgelöst wurde, um beim Erkalten wieder aufzutreten. In einigen Fällen blieb aber ein geringer Teil des Niederschlags beim Kochen ungelöst (natives Eiweiß?). Weitere Proben will ich nicht anführen, denn die erwähnten lassen schon den Schluß ziehen, daß die Mumieneiweißlösungen in der Hauptsache albumosenartige Stoffe enthalten; aus der Salpetersäureprobe geht aber ebenfalls hervor, daß wahrscheinlich auch noch Spuren von nativem Eiweiß vorhanden sind.

Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß die Farbe der Biuretprobe hiermit eigentlich im Widerspruch steht, denn die von mir meistens beobachtete blauviolette und violette Biuretreaktion deutet entweder auf natives Eiweiß oder auf Albuminoide, nicht aber auf Albumosen. Letztere geben bekanntlich die Biuretprobe mit rötlicher Farbe. Albuminoide, die außerdem durch Salpetersäure nicht fällbar sind, können aber wegen ihrer geringeren Löslichkeit kaum in solcher Menge zugegen sein, um im Gemisch mit Albumosen die violette Farbe zu rechtfertigen. — Eingehendere Untersuchungen werden hier wohl Klärung schaffen.

Es erübrigt sich jetzt noch zur Beantwortung der Frage überzugehen, welche nach der Feststellung, daß im Mumiengewebe noch Eiweißstoffe vorhanden sind, das Hauptinteresse beansprucht: Enthalten diese Mumieneiweißlösungen noch biologisch reaktionsfähiges Eiweiß?

Präzipitinversuche mit dem Mumieneiweiß.

Während speziell chemische Versuche über den Nachweis von Eiweiß in Mumien, wie ich schon erwähnt habe, nicht vorlagen, sind seit der Entdeckung der so außerordentlich empfindlichen biologischen Eiweißreaktion von verschiedenen Forschern Versuche gemacht worden, noch etwa intaktes Eiweiß mittels der Präzipitinreaktion nachzuweisen, um somit zugleich den menschlichen Ursprung des Mumienmaterials zu bestimmen. Als erste wandten sich Uhlenhuth und Beumer dieser Frage zu. Gelegentlich der Besprechung über den Einfluß des Alters der Blut(eiweiß)flecken auf den Ausfall der biologischen Reaktion, erwähnen sie in einer Fußnote ihrer Abhandlung, daß die Untersuchung von Gewebsstücken einer Mumie ein negatives Resultat ergeben habe. Offenbar ohne Kenntnis dieser Angabe, erschienen dann Mitteilungen von v. Hansemann und von J. Meyer, denen es angeblich gelungen war, in dem von ihnen untersuchten Mumienmaterial Eiweiß mittels der Präzipitinreaktion nachzuweisen. Meyer, der ausführlicher über seine Resultate berichtet, schließt, „daß die Präzipitinreaktion selbst für mehrtausendjähriges Material nicht an Wirksamkeit verliert und, daß durch diese biologische Methode der menschliche Ursprung von Mumienmaterial sich nachweisen läßt“. Hierauf sah sich Uhlenhuth veranlaßt, weitere Mumienversuche vorzunehmen, die jedoch, wie sein erster, in Gemeinschaft mit Beumer, vorgenommener Versuch, sämtlich negativ verliefen. Obgleich Uhlenhuth in den (mit Kochsalzlösung hergestellten) Mumienextrakten mittels chemischer Reaktionen einen Eiweißgehalt mit Sicherheit nicht nachweisen konnte, wurde doch die empfindlichere biologische Eiweißprobe angeschlossen. Uhlenhuth untersuchte Material von 27 Mumien, meistens ägyptischer Herkunft, konnte aber in keinem Fall eine positive Reaktion erzielen.

Auf Grund zahlreicher, in gleicher Weise angestellten Versuche, konnte ich damals Herrn Prof. Uhlenhuth gelegentlich seiner Anfrage

um Mumienmaterial (während des Druckes seiner oben erwähnten Arbeit) mitteilen, daß meine diesbezüglichen Versuche ebenfalls ein negatives Ergebnis hatten.[1]) Eine Veröffentlichung meinerseits schien mir in Anbetracht der ausführlichen und sorgfältigen Arbeit UHLENHUTH's damals überflüssig.

Nachdem es mir jedoch inzwischen gelungen war, im Mumienmaterial intakte Eiweißkörper chemisch nachzuweisen, gestaltete sich naturgemäß die biologische Untersuchung derselben bei weitem aussichtsvoller. Denn während die Präzipitinreaktion von den erwähnten Autoren sowohl wie bisher auch von mir, meistens mit dunkelgefärbten, alles mögliche enthaltenden Extrakten von beliebigem Mumienmaterial vorgenommen wurde, von denen nicht einmal sicher war, daß sie überhaupt Eiweiß enthielten, war ich jetzt in der Lage, direkt mit solchen ausgesuchten Mumienteilen zu arbeiten, welche ich mittels der Biuretprobe als Eiweiß sicher erkannt hatte. Daß die hiermit erzielten Resultate bei weitem beweiskräftiger sind, ist klar.

Ich will gleich vorausschicken, daß ich selbst mit diesem günstigen Material eine positive Präzipitinreaktion nicht erhalten habe. Wenn ich trotzdem meine diesbezüglichen Versuche etwas ausführlicher wiedergebe, so ist dies in Hinsicht auf die positiven Angaben von v. HANSEMANN und J. MEYER gerechtfertigt.[2])

Eine nähere Beschreibung des von mir mittels der Präzipitinreaktion untersuchten Mumienmaterials ist nach dem Vorangegangenen überflüssig. Alles mir zur Verfügung stehende Material, welches Erfolg versprach, wurde in Arbeit genommen, besonders solches, in dem ich Eiweiß chemisch nachgewiesen hatte.

Das Material entstammte, chronologisch geordnet, den folgenden Zeitaltern:

---

[1]) Vgl. die Anmerkung UHLENHUTH's, Deutsche Med. Wochenschrift, 1905, Nr. 6.

[2]) Der angeblich gelungene biologische Eiweißnachweis mit 3000 bis 5000 Jahre altem Mumienmaterial hat, trotz der bald darauf erfolgten Richtigstellung durch UHLENHUTH und dessen Anmerkung über meine ebenfalls negativen Resultate, in verschiedenen Büchern Aufnahme gefunden. Vgl. GUSTAV MANN, Chemistry of the Proteids (engl. Bearbeitung OTTO COHNHEIM's Chemie der Eiweißkörper) 1906, S. 333. CATTEL, Post mortem Pathology usw.

Koptisches Material (ca. 500 n. Chr.): Haut, Muskulatur, Blutgefäße, Lunge.

XXVI. Dynastie (ca. 600 v. Chr.): Haut, Muskulatur, Blutgefäße, Sehnen.

XXI. Dynastie (ca. 950 v. Chr.): Haut, Muskulatur, Blutgefäße, Sehnen, Knorpel, Organ (wahrscheinlich Milz).

XVII. Dynastie (ca. 1600 v. Chr.): Haut, Muskulatur, der oben erwähnte, auf Hämoglobin vergeblich untersuchte „Blutklumpen".

Frühere prähistorische Periode (ca. 4000 v. Chr.): Haut, Muskulatur, Blutgefäße, Sehnen, Knorpel.

Es ist nun eine der Grundregeln für die Präzipitinreaktion nur neutrale oder schwach alkalische Lösungen zu verwenden. Um eine nachherige Neutralisation zu umgehen, habe ich das Mumieneiweiß zwecks Entfernung der Fettsäuren, im Soxlethapparat mit leichtsiedendem Petroleumäther [1]) gründlich extrahiert. Der vom anhaftenden Mumienstaub gesäuberte Rückstand wurde zerkleinert und mit physiol. Kochsalzlösung ausgezogen. Es wurden ebenfalls Auszüge mit 0,1 proz. Sodalösung hergestellt. Untersucht wurden diese Auszüge nach 2stündiger bis 20tägiger Einwirkung der Lösungsmittel. Zwecks vollständiger Klärung wurden die so erhaltenen Eiweißlösungen zuerst durch Papier und dann durch Berkefeldfilter filtriert. Die Kochsalzauszüge waren am klarsten. Sämtliche Lösungen gaben die Biuretreaktion und zeigten starke, besonders beim Filtrieren auffallende Schaumbildung. Diese Mumieneiweißlösungen wurden nun in den üblichen Reagiergläschen mit wechselnden Mengen von hochwertigem Bluteiweiß-Antiserum versetzt. Falls die Kochsalzauszüge noch sauer waren, habe ich sie vorher durch Schütteln mit überschüssigem Magnesiumoxyd und nachheriger Filtration (Berkefeld) schwach alkalisch gemacht.[2])

In keinem Falle konnte ich eine positive Reaktion wahrnehmen. Wohl war nach einigen Stunden häufig eine

---

[1]) Siedepunkt 30—40°.

[2]) Hinsichtlich der bekannten Tatsache, daß ein Überschuß von Alkali die Präzipitinreaktion quantitativ stark beeinflußt, erscheint mir das nur schwach alkalische Magnesiumoxyd das geeignetste Neutralisationsmittel für diese Zwecke, denn infolge seiner Schwerlöslichkeit ist es von vornherein ausgeschlossen, daß die Versuchslösung zu alkalisch wird. Dagegen kann bei der Anwendung der starken, löslichen Alkalien, trotz aller Vorsicht, leicht zu viel zugesetzt werden.



schwache Trübung und auch ein Niederschlag zu bemerken, dasselbe fand aber bei den angestellten Kontrollen (Mumieneiweißlösung + normalem Serum) statt. Selbst ohne Serumzusatz trübten sich diese (sterilen) Lösungen mitunter schon nach wenigen Stunden, auch im Eisschranke. Sie wurden daher stets sofort nach der Filtration untersucht. Die trotz der Ätherextraktion häufig noch sauren Kochsalzauszüge, bzw. die Lösungen der mit Petroläther nicht extrahierten Eiweißstoffe ergaben teilweise sofort eine Trübung nach Zusatz des Antiserums. Da aber dieselbe Erscheinung nach Zusatz eines beliebigen Serums eintrat, beruhte die Reaktion nur auf der Wirkung der Säure. Hierauf machte schon UHLENHUTH aufmerksam, der wohlweislich seine Mumienextrakte vor dem Antiserumzusatz mit Soda oder Natronlauge neutralisierte.

Ich will noch hinzufügen, daß ich, zusammen mit den erwähnten Kontrollen, auch folgenden Versuch anstellte. Ein Teil der Mumieneiweißlösungen wurde (vor der BERKEFELD-Filtration) mit soviel Menschenserum versetzt, daß der Titer des letzteren ca. 1 : 500 betrug. In diesen Lösungen rief jetzt das Antiserum eine fast momentan auftretende positive Reaktion hervor, die in den alkalischen, mit Soda hergestellten Mumienextrakten naturgemäß etwas geringer war, als in den nur äußerst schwach alkalischen (mit Magnesiumoxyd neutralisierten) Kochsalzlösungen. Dies als Beweis, daß die Mumienextrakte nichts enthalten, was die spezifische Reaktion verhindern könnte. Um ferner dem Einwand zu begegnen, das BERKEFELD-Filter könne präzipitable Eiweißkörper zurückgehalten haben, wurden gleiche Versuche auch mit Lösungen gemacht, die nur durch Papier filtriert waren. Die mit Kontrollversuchen verglichenen Resultate ließen auch hier keine positive Reaktion erkennen.

Nach diesen Mißerfolgen mit Bluteiweißantiserum hoffte ich mit einem Muskeleiweißantiserum zum Ziele zu kommen. Letzteres hatte ich durch Injektionen von Preßsaft erhalten, der aus frischem, möglichst blutfreien Menschenmuskel gewonnen war.[1]) Die Mumieneiweißlösungen wurden nun in gleicher Weise wie vorher mit Bluteiweißantiserum, mit einem hochwertigen Muskeleiweißantiserum geprüft, ich konnte indessen auch bei diesen Versuchen nur ein durchweg negatives Resultat konstatieren.

Ob man nun aus diesen negativen Präzipitinversuchen folgern darf, daß die Mumieneiweißlösungen kein Blut- oder Muskeleiweiß

[1]) Vgl. W. A. SCHMIDT, Untersuchungen über die Erzeugung hochwertiger Muskeleiweiß-Antisera. Biochem. Zeitschr. Bd. V, Heft 5 u. 6, S. 422, 1907.

mehr enthalten, ist eine andere Frage. Aus den chemischen Versuchen geht allerdings hervor, daß die Lösungen hauptsächlich albumosenartige — also durch die spezifischen Sera nicht präzipitable — Eiweißstoffe enthalten; es scheinen aber, wie ich oben erwähnt habe, doch auch wenigstens noch Spuren von echten, koagulierbaren Eiweißstoffen vorhanden zu sein. Das Bindegewebe enthält ja bekanntlich auch geringe Mengen von Bluteiweiß und man könnte annehmen, daß die in den Mumien so gut erhaltenen leimartigen Eiweißkörper für das eingeschlossene Serumeiweiß ein ausgezeichneter Schutzmantel gewesen sind. Aus diesem Grunde erwartete ich wenigstens eine schwache Präzipitinreaktion. Der negative Ausfall läßt daher nur die natürliche Schlußfolgerung zu: Wenn in den Mumieneiweißlösungen überhaupt noch native Eiweißstoffe — Blut- oder Muskeleiweiß — vorhanden sind, so haben sie ihre Spezifität verloren.

Die Angaben von v. HANSEMANN und J. MEYER, welche Autoren Kochsalzauszüge 1. der Nackenmuskulatur einer etwa 5000 Jahre alten ägyptischen Mumie, und 2. der Oberschenkelmuskulatur einer griechisch-ägyptischen Mumie mit Bluteiweiß-Antiserum untersuchten und hiermit positive Resultate erhielten, beruhen wohl auf einem Irrtum. Chemische Versuche haben diese Autoren mit dem Mumienmaterial offenbar nicht angestellt. Vor allem haben sie die so beachtenswerte saure Reaktion übersehen. Die von ihnen beobachtete „positive“ Reaktion war wahrscheinlich nur eine Fällung des Antiserums durch die Säure der Mumienextrakte. Wie UHLENHUTH gezeigt hat und wie aus meinen obigen Versuchen deutlich hervorgeht, kann die Außerachtlassung der sauren Reaktion des Mumienmaterials leicht zu Trugschlüssen führen.

Wenn wir in Betracht ziehen, daß Blutserum durch Erhitzen inaktiviert wird — nach der Feststellung von GRAHAM-SMITH[1]) genügt schon ein 3 Minuten langes Erwärmen auf 64°, um das Serum biologisch reaktionslos[2]) zu machen —, so ist es wohl nicht zu verwundern, wenn das Alter von Jahrtausenden dasselbe bewirkt

---

[1]) GRAHAM SMITH, Journal of Hygiene, Vol. III, p. 258.

[2]) Reaktionslos in dem Sinne, daß dies erhitzte Eiweiß nicht mehr durch ein Antiserum, welches durch Vorbehandlung von Kaninchen mit nativem Eiweiß erzeugt wurde, präzipitiert werden kann. Vgl. hierüber OBERMEYER und PICK, Biochemisches Zentralblatt Bd. 2, 1904, S. 84 und 628 Bd. 5, 1906/07, S. 344) Referate). —

hätte. Es darf auch nicht vergessen werden, daß der von mir in allen Mumien nachgewiesene beträchtliche Gehalt an Fettsäuren die Spezifität der noch in geringer Menge übrig gebliebenen nativen Eiweißstoffe zerstört haben kann. Die bei der Einbalsamierung angewendeten Substanzen können meines Erachtens kaum einen nachteiligen Einfluß gehabt haben.

Die von Uhlenhuth[1]) beobachtete Tatsache, daß der Ursprung von 66 Jahre altem Material noch mittels eines spezifischen Serums bestimmt werden konnte, bleibt somit die bis jetzt festgelegte Altersgrenze der biologischen Reaktionsfähigkeit.[2]) Ob mehrere Jahrhunderte alte Eiweißstoffe noch die Präzipitinreaktion geben, müssen weitere Untersuchungen lehren. Mir war es bis jetzt leider unmöglich, authentisches Material dieses Alters zu bekommen.

Über das Einbalsamierungsverfahren.

Man ist sich durchaus noch nicht klar über das Einbalsamierungsverfahren der alten Ägypter. Liest man darüber nach, so erfährt man nur das, was uns schon die alten Historiker, Herodot und Diodor, berichtet haben. Von den Mumien selbst existieren jedoch viele Beschreibungen, die aber häufig so übertrieben sind, daß man unwillkürlich an irgendwelche wunderwirkenden Mittel denkt, die dieses Volk gekannt haben muß. Jeder, der die ägyptischen Mumien aus eigener Anschauung kennt und sie näher untersucht hat, weiß

Vielleicht gelingt es durch Vorbehandlung von Kaninchen mit Mumieneiweiß ein spezifisches Serum zu gewinnen, welches imstande ist mit der Injektionssubstanz — dem Mumieneiweiß — zu reagieren. Diese Möglichkeit ist nicht ganz von der Hand zu weisen. Ich beabsichtige entsprechende Versuche gelegentlich vorzunehmen.

[1]) Uhlenhuth, Deutsche Med. Wochenschrift, 1905, Nr. 6.

[2]) Wenn Friedenthal (Physiologische Gesellschaft zu Berlin, Mai 1904; Deutsche Med. Wochenschrift, 1904, S. 901) berichtet, daß es ihm wiederholt gelungen sei, mit Blut eines ostsibirischen Mammuts aus der Diluvialzeit spezifische Präzipitinreaktionen gegenüber Elefanten hervorzurufen, so ist diese an und für sich ungemein interessante Tatsache doch kaum mit den hier erörterten Fällen zu vergleichen, denn bei einer solch extremen Kälte, wie sie im Erdboden Ostsibiriens herrscht, kommt

wie solche Äußerungen: „Man hat Mumien nach Europa gebracht, die keine Spur von Verwesung zeigen, obgleich sie ohne Zweifel Jahrtausende alt sind“,[1]) aufgefaßt werden müssen. Es muß zwar zugegeben werden, daß die äußere Hülle vieler Mumien so gut erhalten ist, daß die Gesichtszüge noch jetzt ein charakteristisches Gepräge haben.[2]) Auch lassen sich, wie in dieser Abhandlung gezeigt wurde, noch heute Reste von wichtigen organischen Bestandteilen des tierischen Gewebes nachweisen. Im allgemeinen aber ist vom menschlichen Körper, außer dem Skelett und der pergamentartigen Haut nicht viel übrig geblieben; die Muskulatur ist auf ein Minimum zusammengeschrumpft und bildet nur noch eine faserige, tabakähnliche Masse, in welcher Eiweiß nur mit Schwierigkeit nachzuweisen ist. Als besonders resistent haben sich außer den Hornsubstanzen (Nägel und Haaren) eigentlich nur die Sehnen und Knorpel erwiesen, die in der Tat auffallend gut erhalten sind. — Die jüngeren Mumien aus dem 5. Jahrhundert (Koptenmumien) bilden eine interessante Mittelstufe in der allmählichen Zersetzung; sie sind massiger als die der dynastischen Zeiten und die Muskulatur erinnert noch an Fleisch. Aber auch in diesen Mumien ist die Zersetzung schon weit vorgeschritten. — Immerhin ist es staunenswert wie vorzüglich sich viele Bestandteile des Körpers Jahrtausende lang erhalten haben. Dürfen wir aber hierfür die Balsamierungskünste der alten Ägypter verantwortlich machen?

Wir wollen kurz das Verfahren betrachten, wie es uns von den alten Geschichtsforschern überliefert worden ist. Die Beschreibungen weichen im wesentlichen nicht viel voneinander ab:

Nach Herodot wurde zuerst das Gehirn mittels eines hakenförmigen

---

eben jede chemische Reaktion praktisch zum Stillstand (vgl. auch Belli: Der Einfluß niederster Temperaturen auf die Virulenz path. Keime. Zentralbl. f. Bakteriologie Bd. 31, 1902, S. 355). Das Fleisch der diluvialen Mammutkadaver war ja bekanntlich noch so frisch, daß die Wölfe und Hunde ihren Hunger daran stillten.

Unerklärlich ist mir aber, daß das Mammutblut, trotz seiner roten Farbe, wie Friedenthal mitteilt, keine spektroskopischen Streifen zeigte.

[1]) Dittmann, Weltgeschichte I, 1877, S. 62. Wörtlich genommen ist dies zwar richtig, denn „verwest“, d. h. in Fäulnis übergegangen, sind die Leichen infolge der Mumifikation ja nicht, wohl aber ist eine Zersetzung des mumifizierten Gewebes eingetreten.

[2]) Z. B. zeigt das mumifizierte Gesicht Ramses II. eine solch unverkennbare Ähnlichkeit mit den Statuen dieses Herrschers, daß über die Identität dieser Mumie keine Zweifel aufkommen konnten.

Instrumentes durch die Nase entfernt, dann wurde die Bauchhöhle geöffnet, um die Brust- und Baucheingeweide herauszunehmen.[1]) Hiernach ließ man die Leiche 70 Tage lang (nach dem Rhind-Papyrus nur 36 Tage) in einer Lösung von „Nitrum“ — häufig auch „Natrum“ genannt — liegen. Entweder nach oder vor dem Nitrumbade wurde die Bauchhöhle mit Palmwein ausgewaschen und mit aromatischen Substanzen (Spezereien) gefüllt. PETTIGREW [2]) sagt mit Recht, daß letztere Behandlung zweifellos nach dem Bade und nicht, wie Herodot angibt, vor demselben stattfand. — Während der XXI. Dynastie wurden zwecks Erhaltung der Körperform die Bauchhöhle und die Gliedmaßen noch mit Leinenballen oder Nilschlamm ausgestopft.[3]) — Nachdem die Leiche getrocknet war, wurde sie mit sog. Bissusbinden versehen und eingesargt.

Noch gänzlich unaufgeklärt ist das „Nitrum-“ oder „Natrumbad“. Es ist viel darüber disputiert worden, woraus dieses eigentlich bestanden hat. Einige vermuten, das Nitrum oder Natrum sei Salpeter gewesen, andere glauben, es handle sich um das in Ägypten natürlich vorkommende Natriumkarbonat (Trona). Auf Grund meiner Untersuchungen steht fest, daß es keines von beiden war; das Nitrumbad bestand zweifellos nur aus Kochsalz. Es war also ein richtiges Einpökeln der Leichen, nachdem diejenigen Teile des Körpers, die leichter in Fäulnis übergehen, entfernt worden waren.

Salpeter habe ich in keinem Mumiengewebe nachweisen können; es sind nicht einmal Spuren vorhanden. Ebenso steht es mit dem Natriumkarbonat. Wenn das Bad aus Soda bestanden hätte, so müßte meines Erachtens das Gewebe so viel davon aufgenommen haben, um jetzt noch alkalisch zu sein. Das Mumienmaterial ist aber, wie ich oben mitteilte, durchweg sauer. Die etwaige Annahme, das Karbonat könne von den vielleicht durch Verseifung oder andere Ursachen (vgl. unten) entstandenen Fettsäuren vollständig neutralisiert worden sein, ist aus dem Grunde ungerechtfertigt, weil ich im Mumienmaterial fettsaure Salze nie habe nachweisen können. Auch würde das Mumiengewebe, falls es mit fettsaurem Natrium (Seife) imprägniert wäre, geschmeidig sein; es ist aber tatsächlich brüchig. Dies bezieht sich auf die authentisch einbalsamierten Mumien, besonders der XXI. und XXVI. Dynastien. Das Koptenmaterial ist aller-

---

[1]) Nur das Herz ist nicht entfernt worden, indessen befindet es sich in der Mumie nicht in seiner natürlichen Lage, sondern fast ausnahmslos nach der rechten Seite hinübergelegt. Siehe G. ELLIOT SMITH, l. c.

[2]) PETTIGREW, l. c.

[3]) Siehe die neueren Untersuchungen von G. ELLIOT SMITH.

dings weich, seifig; der Zustand ist hier aber auf den enormen Gehalt an freien Fettsäuren zurückzuführen (vgl. oben).

Aus diesen Ausführungen geht hervor, daß das Nitrumbad keine Soda enthalten haben kann. Kochsalz habe ich dagegen in allem Mumienmaterial, meistens in erheblicher Menge nachweisen können. Nur die nicht einbalsamierten Mumien der prähistorischen Zeit enthielten bezeichnenderweise wenig. Das in diesem Material gefundene Kochsalz entsprach offenbar dem natürlichen Salzgehalt des Körpers. Dagegen war das nachweislich einbalsamierte Material größtenteils stark mit Salz durchsetzt, in vielen Fällen war das Innere der Mumien ganz mit Kristallen bedeckt. Von allen Mumien, die ich untersucht habe, enthielten die koptischen am meisten Kochsalz; beispielsweise war in der feuchten, fettsäurenreichen Armmuskulatur 8,5 Proz. vorhanden, also mehr als das zehnfache des natürlichen Salzgehaltes der Körperflüssigkeiten. Es ergibt sich hieraus die interessante Tatsache, daß die damaligen ägyptischen Christen, wenn sie auch die dekorative Leichenherrichtung ihrer Vorfahren verschmähten, doch zweifellos das Kochsalzbad noch angewandt haben (vgl. S. 373).

Doch auch die Trona ist häufig bei der Einbalsamierung verwandt worden; allerdings nicht in Lösung, als Bad, sondern in fester Form, als Füllmaterial der Leichen. Die Soda wurde zu diesem Zweck wahrscheinlich mit Fetten (vielleicht Butter) zu einer Paste verarbeitet und diese dem Körper einverleibt. Ich erinnere an die eingangs erwähnte, von Dr. Elliot Smith in der Mundhöhle einer Mumie der XXI. Dynastie aufgefundene und von mir untersuchte Substanz. Die gleiche Masse konnte auch in vielen anderen Mumien der XXI. und XXVI. Dynastie nachgewiesen werden, die Bauchhöhle und der Hals enthielten mitunter ziemliche Quantitäten davon. Diese Masse ist jetzt ein Gemisch von Trona und Natriumsalz flüchtiger Fettsäuren; intaktes Fett und feste Fettsäuren sind nur spurenweise vorhanden.[1])

[1]) Die nach diesem Befund natürliche Schlußfolgerung ist, daß die Trona ursprünglich mit Fett vermischt war, welches im Laufe der Jahrtausende von der Soda verseift worden ist. Indessen ist die Frage, welches Fett dies gewesen sein kann, schwierig zu beantworten. Auf Grund der jetzigen Zusammensetzung des Gemisches müßte man allerdings auf Butter



Verbindungen von Quecksilber, Blei, Zink, Arsenik, Antimon usw. habe ich im Mumienmaterial nicht nachweisen können.

Wir sehen aus obigem, daß die alten Ägypter mit ganz einfachen Mitteln arbeiteten. Als das wesentlichste ihres Verfahrens kommt wohl nur folgendes in Betracht: 1. Entfernung der leichter in Fäulnis übergehenden Eingeweide; 2. das Kochsalzbad; 3. gründliches Austrocknen der Leichen an der Luft und 4. das Umwickeln derselben mit Bandagen.

Ist es aber möglich, allein durch diese Behandlung die Leichen vor Verwesung zu schützen? In Ägypten, ja. Meines Erachtens ist die Tatsache, daß die Leichen nicht wie in anderen Ländern in Verwesung übergingen, sondern mumifizierten, hauptsächlich dem trockenen Klima des Landes zuzuschreiben. Den vielen Einbalsamierungskünsten dieses Volkes wird zweifellos ein ganz unberechtigter Wert beigemessen. Dem Kochsalzbad muß allerdings eine stark konservierende Wirkung zuerkannt werden, doch selbst dieses würde, ohne die Mitwirkung der außerordentlichen Trockenheit des Landes, die ein schnelles und gründliches Ausdörren der Leichen ermöglichte, und sie dauernd in trockenem Zustande erhielt, kaum auf längere Zeit vor Verwesung geschützt haben. Die anderen Substanzen, die Spezereien, Harzstoffe, Asphalt usw. kommen weniger in Frage. Auch das Auswaschen des Innern der Leichen mit Palmwein wird, in Anbetracht des geringen Alkoholgehaltes desselben, kaum einen nennenswerten Einfluß gehabt haben. Von großer Bedeutung für die Erhaltung der gut ausgetrockneten Leichen ist aber zweifellos die Umhüllung mit Bandagen gewesen, die mit Gummischleim und

---

schließen, denn nur dem Butterfett sind die in der Paste nachgewiesenen flüchtigen Fettsäuren (Butter- und Valeriansäure) eigentümlich. Es muß indessen in Erwägung gezogen werden, daß letztere auch Spaltungsprodukte fester Fettsäuren sein können (vgl. unten). Die flüchtigen Säuren sind daher in diesem Fall kein dringender Beweis für Butter, sondern es ist ebensogut möglich, daß ein anderes Fett verwandt wurde. Ich will auch auf die Möglichkeit hinweisen, daß vielleicht nur Soda benutzt worden ist, und daß die in derselben jetzt vorhandenen Fettsäuren langsam dem Körper entzogen wurden: 1. durch Verseifung des mit der Soda in Berührung gekommenen Körperfettes und 2. durch Absorption der infolge der allmählichen Zersetzung des Gewebes entstandenen flüchtigen Fettsäuren (siehe unten). Ich halte es jedoch für wahrscheinlicher, daß die Soda ursprünglich mit Fett vermischt wurde.

Harzen beschmiert waren, denn diese haben den Körper gegen äußere Einflüsse (Würmer, Käfer usw.) geschützt.

Daß die Mumifikation in Ägypten in der Tat auch ohne jegliches Zutun eintritt, dafür sind die interessanten Mumien der früheren prähistorischen Zeit (siehe S. 373, Anmerkung) ein Beweis. Obgleich diese nicht durch Bandagen usw. gegen äußere Einflüsse geschützt, sondern direkt im Sande begraben wurden, so sind sie doch noch jetzt, nach 6000 Jahren, verhältnismäßig gut erhalten. Der trockene Sand, in den sie gebettet waren, wird die Leichen schnell ausgedörrt und sie so dauernd vor Verwesung geschützt haben. Die Zersetzung des mumifizierten Gewebes ist bei diesen Mumien aber schon weit vorgeschritten; es ist nur noch wenig Eiweiß vorhanden. In Anbetracht des enormen Alters ist dies ja auch erklärlich. — Ein weiterer Beweis sind die zum Teil ausgezeichnet erhaltenen Koptenmumien. Wie ich schon erwähnte, haben diese nur das Kochsalzbad erhalten. Zweifellos wird man die Leichen aber vor der Einsargung gut ausgetrocknet haben.

Selbstverständlich tritt in Ägypten auch heute noch Mumifikation ein, vorausgesetzt, daß die äußeren Umstände für ein schnelles Austrocknen der Leichen günstig sind. Hierfür haben wir genügende Beweise.

Zum Schluß will ich noch andeuten, daß die Anwesenheit der Fettsäuren im Mumiengewebe ein interessantes Licht auf die allmählich stattgefundene Zersetzung des Mumiengewebes wirft. Ich bin der Überzeugung, daß die Fettsäuren keineswegs allein den Fetten entstammen; meine Resultate deuten vielmehr darauf hin, daß sie sogar hauptsächlich Umwandlungsprodukte der Eiweißstoffe sind. Der jetzige Fettsäurengehalt folgender, im Leben fast fettfreier, dagegen aber stark eiweiß(blut)haltiger Organe zeigt dies deutlich: Die Koptenlunge enthielt 60 Proz., die Milz der XXI. Dynastie 30 Proz. Fettsäuren und auch der erwähnte „Blut"klumpen aus der XVII. Dynastie hatte eine ähnliche Zusammensetzung (vgl. S. 374).

Das Mumienmaterial zeigte, je nach dem Alter, beachtenswerte Unterschiede nicht nur was die Menge der Fettsäuren anbetrifft, sondern auch hinsichtlich des Verhältnisses der festen zu den flüchtigen Säuren. Es scheint mir, daß aus den Eiweißstoffen zuerst feste Fettsäuren hervorgegangen sind und, daß letztere dann allmählich in flüchtige Säuren gespalten wurden. Tatsächlich enthalten die jüngsten (koptischen) Mumien fast ausschließlich feste Fettsäuren, dagegen das älteste Mumienmaterial (der prähistorischen Zeit), welches nur

noch einen geringen Säure- aber auch nur noch einen geringen Eiweißgehalt aufweist, fast nur flüchtige. Die Mumien mittleren Alters (XXI. Dynastie) enthalten sowohl feste als auch flüchtige Säuren.

Diese Tatsachen mögen genügen, um meine Ansicht zu rechtfertigen, daß das allmähliche „Schwinden" des Mumiengewebes hauptsächlich auf die Bildung flüchtiger Fettsäuren zurückzuführen ist, welche als Endprodukte der Fette und der Eiweißstoffe den Körper verlassen.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

In den ägyptischen Mumien sind noch Reste von organischen Bestandteilen des tierischen Gewebes vorhanden. Es konnten feste und flüchtige Fettsäuren, Eiweißstoffe, Cholestearin und Spuren von intaktem Fett nachgewiesen werden.

Es sind dringende Beweise dafür vorhanden, daß die Fettsäuren hauptsächlich aus den Eiweißstoffen hervorgegangen sind.

Im Einklange mit den Resultaten UHLENHUTH's und im Gegensatz zu den Angaben von v. HANSEMANN und J. MEYER wurde konstatiert, daß das Mumiengewebe kein „biologisch" reaktionsfähiges Eiweiß mehr enthält. In Anbetracht der Tatsache, daß Verfasser, im Gegensatz zu obigen Autoren, direkt mit chemisch identifizierten Eiweißstoffen arbeitete und diese nicht nur mit dem üblichen Blutantiserum, sondern auch mit einem Muskeleiweiß präzipitierenden Serum prüfte, dürften seine durchweg negativen Resultate genügende Beweiskraft haben, um diese Frage endgültig zu erledigen.

Der angebliche Hämoglobinnachweis LACASSAGNE's konnte nicht bestätigt werden. Die von diesem Forscher als Blut identifizierten Flecken bestehen aus Gummischleim und Harzstoffen!

Das bisher unaufgeklärte „Nitrum-" oder „Natrumbad" der Einbalsamierer bestand nicht aus Salpeter oder Trona, sondern einfach aus Kochsalz. Die Hauptsache des Einbalsamierungsverfahrens der alten Ägypter war somit ein Einpökeln der Leichen.

Die ägyptische Mumifikation ist durchaus nichts rätselhaftes, sie ist hauptsächlich dem außerordentlich trockenen Klima zuzuschreiben, welches ein schnelles Ausdörren der Leichen ermöglichte und sie dauernd trocken erhielt. Dem Kochsalz muß allerdings eine stark konservierende Wirkung zuerkannt werden, die anderen Einbalsamierungsmittel der alten Ägypter kommen für die Mumifizierung jedoch kaum in Betracht.

Die Analyse der an der Krebsschere auftretenden Hemmungen.

Von

Friedrich W. Fröhlich.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

Mit den Tafeln 10—12 und 2 Textabbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 25. Juli 1907.)

Inhalt.

tretenden rhythmischen Erscheinungen. Eine dritte Art von Refraktärstadium. — Reaktion der Krebsschere auf den konstanten Strom.

Zusammenfassung: Diskussion der Doppelinnervation; BIEDERMANN's „neutrale Zone". Ergebnis der Untersuchung.

Einleitung.

Im Jahre 1904 veröffentlichte WEDENSKY [1]) eine ausgedehnte Untersuchung über Erregung, Hemmung und Narkose, in der die schon von SCHIFF [2]) beschriebenen Hemmungen am Nervmuskelpräparat einer eingehenden Prüfung unterzogen wurden. Die Versuche WEDENSKY's charakterisieren sich vorzugsweise dadurch, daß unter dem Einfluß der verschiedenartigsten Schädigungen (Abkühlung, Elektrotonus, Narkose, Überreizung, Kurarevergiftung und Erstickung) stärkere Reize einen schwächeren Reizerfolg nach sich ziehen als schwächere Reize bzw. daß ein schwächerer Reiz durch einen stärkeren gehemmt werden kann.

WEDENSKY erkannte, daß durch schädigende Einflüsse, namentlich durch Narkose, die durch Erregungen bewirkten Hemmungen in ihrem Auftreten begünstigt werden, und führt aus diesem Grunde Narkose, Hemmung und Erregung auf eine gemeinsame Grundlage, die „Parabiose" zurück. Die „Parabiose" sei eine dauernde Erregung im Gegensatz zur gewöhnlichen oszillatorischen, die Hemmung sei eine vorübergehende Narkose. Die „Parabiose" sei charakterisiert durch den Verlust von Erregbarkeit und Leitfähigkeit, wobei allerdings nicht gesagt ist, wie wir uns das Zusammenwirken von Parabiose und Erregungswelle vorzustellen haben.

Bei Weiterführung der Untersuchungen WEDENSKY's [3]) gelang es,[4]) die geschilderten Erscheinungen auf eine Ermüdung des Nervenendorganes bzw. des Nerven zurückzuführen.

---

[1]) WEDENSKY, Die Erregung, Hemmung und Narkose. PFLÜGER's Archiv, Bd. 100, S. 1, 1904.

[2]) SCHIFF, Gesammelte Werke, Bd. 1, S. 660—668, 1894, Bd. 2, S. 126 (1849) S. 365 (1859).

[3]) WEDENSKY; a. a. O.

[4]) AMAYA, Über scheinbare Hemmungen am Nervmuskelpräparat. PFLÜGER's Archiv, Bd. 91, S. 412, 1902. — F. B. HOFMANN und AMAYA, Vorläufige Mitteilungen über elektrische Doppelreizung, PFLÜGER's Archiv, Bd. 91, 1902. — F. B. HOFMANN, Studien über den Tetanus. I. PFLÜGER's Archiv, Bd. 93, S. 186, 1903. II. PFLÜGER's Archiv, Bd. 95, S. 484, 1903. III. PFLÜGER's Archiv, Bd. 103, S. 291, 1904. — F. W. FRÖHLICH, Die Ermüdung des markhaltigen Nerven, VERWORN's Zeitschrift für allg. Physiologie, Bd. III, S. 468, 1904.

Beim Nerven liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Die Erholungszeit nach einem Reiz ist beim normalen Nerven nur sehr kurz, es tritt daher auch bei Anwendung sehr hoher Frequenzen keine Ermüdung des Nerven ein. Bei Anwendung höchster Frequenzen der Reizung ist infolge der kurzen Dauer jedes einzelnen Reizes die Wirkung gering, dementsprechend die Erholungszeit noch kürzer. Dies kennzeichnet sich durch das Notwendigwerden sehr hoher Reizintensitäten, wenn überhaupt ein Erfolg der Reizung eintreten soll. EINTHOVEN[1]) hat den Nerv selbst durch eine Million Oszillationen erregen können, er mußte jedoch dabei eine 16250 mal stärkere Reizung anwenden als die ist, die zur Reizung mittels Schließung eines konstanten Stromes erforderlich ist. NERNST[2]) und BARRATT haben diese Beobachtungen mathematisch formulieren können, indem sie feststellten, daß die Stromintensität, die gerade noch wirksam ist, mit der Quadratwurzel aus der Schwingungszahl direkt proportional ansteigt.

Wird dagegen der Nerv abgekühlt, narkotisiert oder erstickt, so kommt es zu einer Dehnung des zeitlichen Verlaufes der Erregungswellen, einhergehend mit einer Verlangsamung der Leitung und Verlängerung der Erholungszeit (Refraktärstadium) nach jedem Reiz, und es ist dadurch dem Experimentator die Möglichkeit in die Hand gegeben, den Nerven durch frequente und starke Reize typisch zu ermüden.

Konnten wir nun infolge der leichteren Ermüdbarkeit des Nerven durch Steigerung der Intensität und Frequenz der Reize einen vorher erregenden Reiz in einen hemmenden verwandeln, so lag es nahe, diesem Hemmungsprinzip allgemeine Bedeutung zuzuschreiben

Schon vorher hatte WEDENSKY[3]) und im Anschluß an ihn MONAKOW[4]) versucht, dieses Hemmungsprinzip zu verallgemeinern, eine Verallgemeinerung, gegen die besonders F. B. HOFMANN[5]) mit einer Reihe von Gegenargumenten Stellung genommen hat.

Schon die bloße Überlegung zeigte, daß im günstigsten Falle

---

[1]) EINTHOVEN, Über Nervenreize durch frequente Wechselströme, PFLÜGER's Archiv, Bd. 82, S. 101, 1900.

[2]) NERNST und BARRATT, Über die elektrische Nervenreizung durch Wechselströme, Zeitschr. f. Elektrochemie, 1904, Nr. 35, S. 664.

[3]) WEDENSKY, Die Erregung, Hemmung und Narkose, a. a. O. S. 136 ff.

[4]) MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 313, Anm. 3 u. S. 316 Anm. 1. Zitiert nach F. B. HOFMANN, Studien über den Tetanus, III, S. 334.

[5]) F. B. HOFMANN, Studien über den Tetanus, III, a, a. O. S. 334.

durch dieses Prinzip der Ermüdung durch starken Reiz sich nur die durch starken Reiz veranlaßten Hemmungen erklären ließen, während die große Zahl der Hemmungen, die durch schwache Reizung hervorgerufen wird, nur unter einschränkenden Annahmen einer Erklärung zugänglich gemacht werden konnte.

Für jeden Fall war zu untersuchen, ob sich dieses Prinzip bei den Zentren überhaupt verwerten läßt. Dies war schon nach ähnlichen Untersuchungen von SETSCHENOW [1]) zu erwarten, und wir konnten in der Tat u. a. feststellen, daß bei Reizung der sensiblen Nerven besonders nach leichter Ermüdung und Abkühlung der Zentren stärkere Reize eine schwächere Reflexaktion nach sich ziehen als schwächeres bzw. daß durch Verstärkung eines schwachen Reizes, die bestehende Reflexaktion gehemmt werden kann.

Eine Erklärung der durch schwachen Reiz veranlaßten zentralen Hemmungen konnte jedoch nicht gefunden werden, überhaupt ist ein pfad- und direktionsloses Forschen nach dem Zustandekommen selbst einfacherer zentraler Vorgänge ziemlich aussichtslos. Es wurden daher die Versuche an einem einfacheren Versuchsobjekt fortgesetzt, das Hemmung durch starke und schwache Reize in ausgezeichneter Weise zeigt und auch sonst in seinen allgemeinen Lebensäußerungen den Zentren außerordentlich nahesteht, es ist das Nervmuskelpräparat der Krebsschere.

Die Hemmungen an der Krebsschere wurden von RICHET [2]) und LUCHSINGER [3]) unabhängig voneinander beobachtet, FICK [4]) suchte dann diese Hemmungsphänomene auf physikalischer Grundlage zu erklären, doch geht aus den eingehenden Untersuchungen von BIEDERMANN [5]) und den späteren Untersuchungen von PIO-

[1]) SETSCHENOW, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches, Graz 1868. Nach einer mir persönlich durch Herrn Professor WEDENSKY gemachten Mitteilung, hat er die Angaben SETSCHENOW's gleichfalls bestätigt gefunden und dies in einer russischen Arbeit mit deutschem Resumé bereits publiziert.

[2]) RICHET, Contributions à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrevise. Arch. de physiol., 1879. Physiologie des muscles et des nerfs, Paris 1882, pag. 274.

[3]) LUCHSINGER, Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervmuskelpräparate. PFLÜGER's Archiv, Bd. 28, S. 60, 1882.

[4]) FICK, Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervmuskelpräparate. PFLÜGER's Archiv, Bd. 30, S. 596, 1883.

[5]) BIEDERMANN, Über die Innervation der Krebsschere. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. 93, III, 1886, Bd. 95, III, S. 1, 1887. Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Wirbellosen. Sitzungs-

TROWSKY [1]) übereinstimmend hervor, daß hier tatsächlich Hemmungen vorliegen und zwar in der Weise, daß der Öffnungsmuskel der Krebsschere durch schwachen Reiz erregt, durch starken gehemmt, der Schließmuskel durch schwachen Reiz gehemmt, durch starken erregt wird. Dabei sind Erregung und Hemmung beider Muskeln so gegeneinander abgestimmt, daß bei Reizstärken, bei welchen der eine Muskel erregt wird, der andere gehemmt wird und umgekehrt.

Es tritt uns natürlich sogleich die Frage nach dem anatomisch-histologischen Substrat entgegen, an dem sich diese Hemmungen abspielen. Für Beantwortung dieser Frage liegen gegenwärtig die Verhältnisse dadurch günstig, das in jüngster Zeit die Nervenversorgung der Arthropodenmuskeln insbesondere auch der Krebsscherenmuskeln von MANGOLD [2]) einer ausführlichen Untersuchung unterzogen worden ist. Bei MANGOLD findet sich auch ein vollständiger Nachweis der Literatur.

Über die Anatomie der Krebsschere bietet die beste Orientierung die Abbildung in der Monographie HUXLEY's: der Krebs S. 80. Ich möchte hier eine schematische Abbildung wiedergeben, um im folgenden die zoologischen Bezeichnungen des Krebsscherenfußes durch eine einfache Numerierung der Glieder zu ersetzen. Daktylopodit und Propodit sollen als I. Glied, die sich anreihenden Endopoditen als II., III., IV. Glied bezeichnet werden.

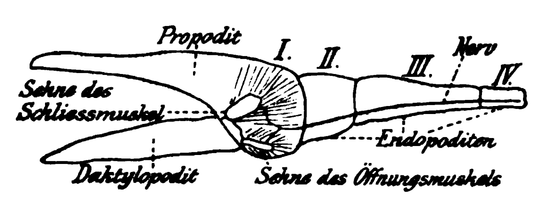


Fig. 1.

Der histologische Befund an der Krebsschere ist folgender: Wir haben in den Krebsmuskeln Nervmuskelpräparate vor uns, bei denen quergestreifte Muskeln durch marklose Nerven versorgt werden.

berichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Bd. 96, 1887, III. Abteilung.

[1]) PIOTROWSKY, On the muscle-nerve physiology of the crayfish especially with regard to inhibition. Journ. of Physiology, V. 14, pag. 163, 1893.

[2]) MANGOLD, Die Doppelinnervation der Arthropodenmuskeln. Zentralblatt für Physiologie, Bd. 19, S. 336. Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. 5, S. 135, 1905.

Aus dem entsprechenden Bauchganglion entspringen zwei getrennte Wurzeln, die sich im Stamme des Scherennerven zu einem Doppelnerven vereinigen. Dieser Doppelnerv verteilt sich bei seinem Eintritt in den Muskel so, daß schließlich an jedes Muskelelement zwei Fasern herantreten; dabei geht die äußere Kontur der Nervenscheide kontinuierlich in die äußere Kontur des Sarkolemms über. Die Achsenzylinder können sich nun noch ein oder mehrmals teilen und liegen mit ihren letzten nachweisbaren Fasern der Oberfläche der quergestreiften Substanz meist in ihrer Längsrichtung an. Organe wie der DOYÈR'sche Endhügel, wirkliche Anastomosen oder gangliöse Elemente konnten niemals nachgewiesen werden. Zu bemerken ist noch, daß sich die Doppelnerven der einzelnen Muskeln färberisch voneinander verschieden verhalten und daß, wie schon BIEDERMANN [1]) hervorgehoben, die Nerven des Schließmuskels sich von denen des Öffners durch eine geringere Färbbarkeit mit Methylenblau und mit der Goldmethode unterscheiden.

War nun einmal die Doppelinnervation der Krebsmuskeln erkannt, so lag nichts näher als sie mit den Hemmungsvorgängen in Verbindung zu bringen. Die diesbezügliche Ansicht BIEDERMANN'S [2]) wird wohl am besten durch seine eigenen Worte wiedergegeben.

„Unter der Voraussetzung, daß die gegensätzlichen Reizerfolge lediglich in einer Verschiedenheit des leitenden Apparates der Nervenfasern begründet sind, müßte man mindestens zwei ihrer Natur nach verschiedene Faserklassen annehmen. Jeder Muskel würde dann von untereinander gleichartigen Fasern versorgt, die auf Reize von verschiedener Intensität in gerade entgegengesetztem Sinne reagieren. Während aber die Fasern für den Schließmuskel bei schwacher Reizung hemmend, bei starker erregend wirken, würde gerade das Umgekehrte für die Fasern des Öffnungsmuskels angenommen werden müssen.

Eine weitere Möglichkeit wäre endlich die Annahme von vier qualitativ verschiedenen Faserarten in dem gemeinsamen Nervenstamme. Jeder der beiden Muskeln würde dann einerseits von erregenden andrerseits von hemmenden Fasern versorgt. Bezüglich ihrer Erregbarkeitsverhältnisse würden dieselben derart übereinstimmen, daß bei schwacher Reizung die hemmenden Fasern des Schließmuskels und gleichzeitig die erregenden des Öffnungsmuskels

---

[1]) BIEDERMANN, Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen, a. a. O.

[2]) BIEDERMANN, Über die Innervation usw., Bd. 95, S. 43.



in Wirksamkeit treten, während bei starker Reizung das Umgekehrte der Fall sein würde."

Es erinnern diese Ausführungen an die von GASKELL[1]) geäußerte Annahme, daß alle Gewebe von hemmenden und erregenden Nerven versorgt werden.

PIOTROWSKY[2]) sucht die Hemmungen auf Grund der HERING'schen Anschauungen über die Vorgänge in der lebendigen Substanz zu erklären. Die Wirkung der Reize sei abhängig von der relativen Entwicklung von Assimilation und Dissimilation. Ist die Assimilation stärker, dann ist der Muskel erschlafft, die Möglichkeit einer Dissimilation ist gesteigert; ist die Dissimilation stärker, dann ist die Assimilationsmöglichkeit erhöht.

Diese Erklärung scheint jedoch mit vielen experimentellen Ergebnissen nicht übereinzustimmen. Angenommen der Muskel befindet sich im Zustand mittlerer Kontraktion, so hängt es nur von der Stärke des Reizes ab, ob wir Erregung oder Hemmung bekommen. Es kann demnach durch das gegenseitige Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation allein die hemmende und erregende Wirkung von Reizen nicht vorher bestimmt sein. Auch müßten wir hier die Leitung assimilatorischer Reize oder mindestens die Umwandlung dissimilatorischer Erregungen in assimilatorische annehmen. Da hat aber VERWORN[3]) schon an verschiedenen Stellen darauf hingewiesen, daß eine solche Annahme bisher noch jeder sicheren Stütze entbehrt. Im übrigen könnten die von PIOTROWSKY angeführten Versuche BIEDERMANN's am Veratrinmuskel sowie die entsprechenden Versuche LANGLEY's[4]) am Nikotinmuskel auch einer anderen nicht auf eine assimilatorischen Erregung hinausgehende Erklärung zugeführt werden.

Bevor ich nun auf die eigentlichen Untersuchungen eingehe, möchte ich kurz die angewendete Methodik berühren. Die Versuche wurden in den Monaten von Mai 1906 bis Juni 1907 bei einer Zimmertemperatur zwischen 18 und 21° C ausgeführt. Die Schere wurde

---

[1]) GASKELL, On the structure, distribution and formation of the nerves, which innervate visceral and vascular systems. Journal of Physiol. Vol. 7, pag. 1, 1886.

[2]) PIOTROWSKY, a. a. O.

[3]) VERWORN, Die Vorgänge in den Elementen des Nervensystems, Sammelreferat, VERWORN's Zeitschr., Bd. 6, S. 11, 1906.

[4]) LANGLEY, On the reaction of cells and of nerveendings to certain poissons, chiefly as regards to reaction of striated muscle to nicotine and to curari. Journ. of Physiology, Vol. 33, pag. 374, 1905—1906.

entweder durch einen das 4. Glied treffenden Schnitt vom Tierkörper getrennt, oder sie wurde zwischen dem 4. und 5. Gliede exartikuliert. Die Schere wurde hierauf durch zwei Kupferdrähte auf einer Korkplatte so befestigt, daß die bewegliche Branche des I. Gliedes über den Rand der Platte hinausragte. In den Versuchen am Schließmuskel lag die bewegliche Branche nach unten, in den Versuchen am Öffnungsmuskel nach oben, so daß die der Arbeit beigegebenen Kurven so zu lesen sind, daß die Entfernung von der Abszisse einer Kontraktion, die Senkung zur Abszisse einer Hemmung entspricht.

Die Verbindung mit dem leichten Schreibhebel stellte ein Faden dar; die Belastung betrug nie mehr als 1 g.

In vielen Versuchen wurde mit Erfolg auch die subjektive Beobachtung angewendet.

Da der Krebsscherennerv ohne tiefgehende Schädigung nicht freipräpariert werden kann, so wurden, wie es auch BIEDERMANN getan hat, die Spitzen der Platinelektroden durch vorher angebrachte Öffnungen in die Glieder eingeführt. Der interpolare Abstand schwankte je nach der Größe der Schere zwischen 4—8 mm. Die Reizung geschah mittels großer, windungsreicher Induktorien, in deren primären Kreis zwei Akkumulatoren und das reizschreibende Signal eingeschaltet war. Zur Änderung der Reizfrequenz dienten der BERNSTEIN'sche, der FOUCAULT'sche Unterbrecher oder auch Metronome.

Über weitere Details der Methodik soll dort berichtet werden, wo es notwendig erscheint; es muß nur hervorgehoben werden, daß stets auf eine besondere Feinheit der schreibenden Spitzen und auf eine möglichst geringe Reibung auf der berußten Fläche gesehen werden muß. Nur so kann in den Kurven ein möglichst getreues Abbild der Scherenbewegung gesehen werden.

Der Öffnungsmuskel der Krebsschere.

Das Präparat des Öffners wurde in der Weise hergestellt, daß mit einer feinen Schere die leicht zugängliche Sehne des Schließers nahe ihrem Ansatz durchschnitten wurde. Diese Operation ist ziemlich einfach und läßt sich ohne jede Schädigung des Öffners vornehmen.

Der Öffnungsmuskel reagiert vom Nerven aus auf Einzelreize nicht; bei direkter Einzelreizung des Muskels werden starke Reize von Zuckungen gefolgt. Das Öffnerpräparat zeigt eine starke Abhängig-

keit von der Blutversorgung. Vom Tierkörper getrennt verliert es in Zeiten, die zwischen 15 Minuten und 3 Stunden liegen, seine Erregbarkeit. Über 3 Stunden hinaus habe ich nur in seltenen Fällen das Präparat noch erregbar gefunden. In der Regel bewegen sich die Zeiten zwischen 1 und 2 Stunden. Sie können jedoch verlängert werden, wenn das Präparat abgekühlt wird. Der Öffner ist weiter sehr empfindlich gegen zu starke Reizung, nach einer solchen verliert das Präparat oft auf Minuten, mitunter auch für immer seine Erregbarkeit.

Ist das Präparat sorgfältig hergestellt, so zeigt es entweder einen starken Tonus, dann ist die Schere maximal geöffnet, oder es ist tonuslos, dann ist die Schere zu zwei Drittel geschlossen, oder es ist ein schwacher Tonus vorhanden, dann nimmt die bewegliche Branche der Schere eine Mittelstellung ein.

Wie leicht verständlich, kann sich bei Bestehen eines maximalen Tonus nur die hemmende Wirkung, beim tonuslosen Muskel nur die erregende Wirkung eines Reizes kundtun. Nur am mittelstark tonischen Muskel kann Erregung und Hemmung in gleicher Weise zum Ausdruck kommen.

Ist der Muskel tonuslos und wird der Nerv faradisch gereizt, indem die Rollen des Induktoriums einander allmählich genähert werden, so rufen die Reize von einer bestimmten Intensität an Kontraktionen hervor, die mit zunehmender Reizintensität höher werden. und schließlich zur maximalen Öffnung der Schere führen. Bei weitergehender Steigerung der Intensität kommt es wieder zur Höhenabnahme der Kontraktionen, ihr Anstieg wird weniger steil und allmählich werden die Reize vollkommen unwirksam.

Solche Übergänge zeigen die Kurven 13, 14 u. 15 auf Taf. 10. Bei schlechten Präparaten muß die Reizintensität sehr vorsichtig abgestuft werden, wenn der allmähliche Übergang deutlich zutage treten soll. Dieser Übergang kann sich auch so darstellen, daß es zum Auftreten von Anfangstetani kommt, wie dies z. B. Kurve 8 zeigt.

Ist ein tonusloser Öffnungsmuskel gut erregbar, so tritt im Anschluß an eine Reizung eine länger oder kürzer dauernde tonische Erregung auf. Dieselbe kann maximal oder auch mittelstark sein, sie kann aber auch einen vollkommen unregelmäßigen Verlauf zeigen; es wechseln dann in regelloser Folge An- und Abschwellen des Tonus ab (s. Kurve 10, Taf. 10). *Der normale Öffnungsmuskel gerät von selbst niemals in tonische Erregung, es bedarf immer dazu eines vorhergehenden Reizes.*

Der nach einer Reizung auftretende Tonus erweist sich von der Reizstärke abhängig. Nach schwächeren, erregenden Reizen tritt oft eine langdauernde tonische Nachwirkung auf, während stärkere, erregende Reize eine kürzere tonische Nachwirkung aufweisen (s. Kurve 9, Taf. 10). Dies hängt offenbar schon mit der Hemmung zusammen, denn noch stärkere Reize, die nicht mehr erregen, haben auch keine tonische Nachwirkung. Erst bei sehr starken Reizen tritt nach dem Aufhören des Reizes tonische Erregung ein, die sich in ihrer Intensität und Dauer deutlich abhängig erweist von der Intensität und der Dauer des Reizes (siehe Kurve 24, Taf. 11), natürlich vorausgesetzt, daß nicht so stark und so lange gereizt wird, daß Schädigung des Präparates eintritt.

Tabelle I.

Zeit in Minuten	Wirksames Reizintervall in mm R. A.	Zeit in Minuten	Wirksames Reizintervall in mm R. A.
0	350—215	0	280—195
15	320—210	15	220—185
30	300—210	30	200—180
40	270—200	35	190—180
60	230—195	40	180—175
70	225—190	42	175
80	220—190	45	0
90	220—190		
110	215—185		
130	200—185		
140	185—170		
150	180—170		
160	170		
165	0		

Die nach starken Reizungen auftretenden tonischen Erregungen können an ihrem Auftreten verhindert werden, wenn die starke Reizung bis zu einer Reizstärke abgeschwächt wird, welche an sich unwirksam ist und auch keine tonische Nachwirkung zeigt (siehe Kurve 25, Taf. 11).

Häufig ereignet es sich, daß bei Bestimmung der Reizstärken, bei welchen der Übergang von erregenden zu hemmenden Wirkungen eintritt, eine Reizstärke gefunden wird, bei welcher zuerst Erregung und dann Hemmung eintritt, oder auch zuerst Hemmung und dann Erregung. Von dieser Erscheinung geben die Kurven 8 und 19 ein Beispiel.

Zum näheren Verständnis dieser Erscheinungen muß auf die Erregbarkeitsverhältnisse des Öffners näher eingegangen werden.

Es wurde schon oben erwähnt, daß sich die verschiedenen Muskelpräparate des Öffners nach ihrer Trennung vom Tierkörper verschieden verhalten, daß die einen länger erregbar bleiben als die anderen. Die Erregbarkeit schwach tonischer oder tonusloser Präparate wurde so bestimmt, daß einerseits die Reizschwelle, andererseits die Stärke der gerade noch erregenden, in der Nähe der Hemmungsgrenze liegenden Reize festgestellt wurde. Die Gesamtheit aller erregenden Reize soll im folgenden der Einfachheit halber als das „wirksame Reizintervall" bezeichnet werden. Dieses und seine Veränderungen wurden festgestellt.

Die sinkende Erregbarkeit des Präparates äußert sich vor allem in einer Einengung des „wirksamen Reizintervalls", durch Sinken der „Reizschwellenerregbarkeit", dann aber auch dadurch, daß das ganze wirksame Reizintervall gegen die starken Reize hin verschoben wird; es werden dadurch vorher hemmende Reize zu erregenden.

Dieses Verhalten wird wohl am übersichtlichsten durch die Wiedergabe einzelner Versuchsprotokolle. (Siehe Tabelle I.)

Der erste Versuch zeigt das Verhalten eines längere Zeit gut erregbaren Präparates, der zweite das schnelle Sinken der Erregbarkeit bei einem weniger guten Präparat. Aus dem Protokoll des ersten Versuches ist auch zu ersehen, daß bei Beginn des Versuches der Reiz von 210 mm R. A. zu den hemmenden gehört, während er infolge Sinkens des „wirksamen Reizintervalls" 15 Minuten später schon erregend wirkt. Wird nun ein weniger gutes Präparat mit den hemmenden Reizen stärker erregt, so kommt es während der Reizung und zwar noch unterstützt durch die Reizung zur Erregbarkeitsherabsetzung d. h. zur Verschiebung des „wirksamen Reizintervalls", und dadurch zur oben erwähnten, in Kurve 19, Taf. 11 dargestellten Erscheinung, daß im Beginn einer Reizung erst Hemmung und dann Erregung eintritt. Auf das Zustandekommen der umgekehrten Erscheinung (zuerst Erregung und dann Hemmung) kann erst weiter unten eingegangen werden.

Wichtig ist auch das Verhalten des Tonus bei sinkender Erregbarkeit. Bei gut erregbaren Präparaten, die leicht mit Tonus reagieren, bedingt eine verhältnismäßig geringe Abnahme der Erregbarkeit eine unverhältnismäßig stärkere Abnahme der Fähigkeit, mit Tonus zu antworten, und nach einer etwas stärkeren Erregbar-

keitsherabsetzung ist die Fähigkeit des Präparates, starke oder schwache Reize mit einer tonischen Nachwirkung zu beantworten, vollkommen verloren. Mit fortschreitender Erregbarkeitsherabsetzung büßen zuerst die schwachen, dann die starken Reize die Fähigkeit, Tonus zu veranlassen, ein. Nur Öffnungsmuskeln mit hoher Erregbarkeit haben die Fähigkeit, auf Reize hin tonisch zu reagieren, eine geringe Erregbarkeitsherabsetzung hebt die Fähigkeit, tonisch zu reagieren, auf. Von der tonischen Erregung ist die infolge Schädigung des Muskels auftretende Kontraktur scharf zu trennen. Wird z. B. der Öffnungsmuskel eines gut erregbaren Präparates durch Zerrung oder direkte Berührung mit einem Instrument mechanisch gereizt, so erfolgt eine dauernde Verkürzung des Muskels, bei der es aber auffällt, daß sie nicht so prompt gehemmt wird, wie die nach Nervenreiz auftretende tonische Erregung; es bedarf längerer Reizung, bis der Muskel wieder erschlafft ist. Folgt hierauf eine erregende Reizung, so ist auch nach Aufhören derselben das Absinken der Kurve bedeutend in die Länge gezogen. Nach stärkeren Insulten verliert der Öffner seine Erregbarkeit vollkommen und die dauernde Verkürzung, die gleichzeitig auftreten kann, zeigt nicht die geringste Spur einer Hemmung durch die Nervenreizung. Es lassen sich demnach Tonus und Kontraktur des Öffnungsmuskels dadurch voneinander scharf trennen, daß Tonus nur an gut erregbaren Präparaten auftritt und durch starken Nervenreiz gehemmt werden kann, während die Kontraktur sich erst bei sinkender Erregbarkeit entwickelt und in ihrer maximalen Ausbildung durch Nervenreiz nicht im geringsten gehemmt wird.

Hierher gehört auch die Abhängigkeit des Tonus von der Temperatur. Die Erregbarkeit der Krebsscherenmuskeln und ihre Fähigkeit tonisch zu reagieren ist, wie schon BIEDERMANN hervorgehoben, abhängig von der Temperatur, bei der die Krebse gehalten wurden. Die Abhängigkeit der Erregbarkeit von der Temperatur geht besonders deutlich aus Versuchen hervor, die sich speziell mit dieser Frage befassen und die zeigen, daß die Fähigkeit des Öffners Reize mit tonischer Erregung zu beantworten mit sinkender Temperatur zunimmt. Wir müssen auf diese Beobachtung näher eingehen, da sie einerseits unseren Anschauungen über die Beeinflussung der Lebensvorgänge durch sinkende Temperatur widerspricht, andererseits in Analogie steht

zu Erscheinungen, wie sie von GAD[1]) und HEYMANS für den Skelettmuskel, von BIEDERMANN[2]) für die abgekühlten Rückenmarkszentren beschrieben worden sind.

Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß die Krebsschere so an einer Korkplatte befestigt wurde, daß die Gegend des Öffners nach oben und den Seiten freilag und die Temperatur des Muskels durch Übergießen der Schalen mit verschieden temperiertem Wasser bzw. durch das Auflegen verschieden temperierter Wattebäuschen variiert werden konnte. Eine genaue Temperaturmessung des Muskels läßt diese Versuchsanordnung nicht zu; dies war auch nicht das angestrebte Ziel, es sollte nur in groben Zügen das Verhalten des Öffners gegenüber verschiedenen Temperaturen festgestellt werden. Die Versuche wurden im Monat Mai bei Zimmertemperatur (18° C) ausgeführt, die Krebse waren im Wasser bei 8—9° C gehalten.

Auch bei diesen Versuchen zeigen sich Differenzen, je nachdem mehr oder weniger gut erregbare Öffner verwendet werden.

Weist der Öffner einen maximalen Tonus auf, der durch starke Reize prompt zu hemmen ist und wird die Schere mit Watte bedeckt, die mit Wasser von 5° C getränkt wurde, so erfolgt genau wie wir es oben bei dem gleichzeitigen Auftreten von Kontraktur und Tonus gesehen haben, eine Verzögerung des Hemmungseintrittes einhergehend mit einer verlangsamten Entwicklung der Hemmung. Auf die Verlängerung der Latenzzeit der Hemmung durch Abkühlung hat schon PIOTROWSKY hingewiesen. Bei fortgesetzter Abkühlung wird schließlich eine Temperatur erreicht, bei welcher die hemmende Reizung unwirksam oder nahezu unwirksam ist. Wir haben es hier offenbar mit einer wohlausgebildeten Kontraktur zu tun. Wird das Präparat wieder erwärmt, so werden die hemmenden Reize wieder wirksam. Steigt die Temperatur dabei über 18° C, dann zeigt sich eine deutliche Abnahme des Tonus, er kann jetzt auch einen unregelmäßigen Verlauf annehmen; bei einer Temperatur von 22° C ist die tonische Erregung in der Regel vollkommen geschwunden; die Erregbarkeit des Präparates ist noch vorhanden, aber auch sie schwindet, wenn die Temperatur über 25° C steigt. Dieser Erregbarkeitsverlust hat seinen Sitz nicht im Muskel —

[1]) GAD und HEYMANS, Über den Einfluß der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit des Muskels. Archiv f. Physiologie, 1890, Supplbd., S. 99.

[2]) BIEDERMANN, Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarks. PFLÜGER's Archiv, Bd. 80, S. 408, 1900.

der Muskel ist dann für direkten Reiz noch erregbar — er muß entweder im Nerven oder im Nervenendorgan liegen.

PIOTROWSKY hat auf anderem Wege ähnliches erschlossen. Er bestimmte die Latenzzeit der Scherenmuskeln bei indirekter und direkter Reizung und fand während der Abkühlung die Latenzzeit für die indirekte Reizung unverhältnismäßig stärker gedehnt.

Ein gut reagierender, tonusloser Muskel kann durch Abkühlen zu einer verstärkten tonischen Reaktion veranlaßt werden, bei einem solchen Muskel kann der Tonus durch abwechselndes Erwärmen und Abkühlen wiederholt zum Verschwinden und Wiederauftreten gebracht werden.

Anders liegen die Verhältnisse an tonuslosen Muskeln mit weniger guter Erregbarkeit. Bei diesen wird durch Abkühlung keine dauernde Kontraktion hervorgerufen. Die Abkühlung äußert sich nur in einer mehr oder minder in die Länge gezogenen Erschlaffung nach einer erregenden Reizung.

Am besten wird das Verhalten des tonuslosen Öffners durch ein Versuchsprotokoll wiedergegeben.

Tabelle II.

Temperatur der Flüssigkeit, mit der die Watte getränkt wurde	Wirksames Reizintervall in mm R. A.	Anmerkung
Zimmertemperatur 18° C	350—205	
25° C	310—205	
	300—200	
	290—200	
30° C	240—200	Anstieg namentlich bei den schwächeren Reizen sehr flach.
	220—205	
	205	Kaum wirksam.
	0	
20° C	220—200	
	260—195	
	280—195	
Zimmertemperatur 18° C	310—195	Anstieg erfolgt prompt und steil.
	310—195	
5° C	300—195	
	290—200	Anstieg steil, Erschlaffung gedehnt.
	270—210	
0° C	250—210	Erschlaffung stark gedehnt.
20° C	300—190	

Im vorstehenden Versuch liegt das Temperaturoptimum bei ungefähr 18° C; es kennzeichnet sich durch die weiteste Ausdehnung des „wirksamen Reizintervalls“. Bei eingehenden Versuchen mit genauerer Temperaturmessung ergab sich das Temperaturoptimum ungefähr bei 15—16° C liegend. Beim tonischen Öffner äußert es sich einerseits durch den promptesten Eintritt der Hemmung, andererseits durch die Abnahme des Tonus bei Temperaturen, die 16° übersteigen. Bei steigender Temperatur wird das „wirksame Reizintervall“ von der Reizschwelle her eingeschränkt, der Anstieg der Kontraktionen wird immer flacher und flacher, bis endlich die Erregbarkeit vollkommen schwindet. Sinkt die Temperatur unter das Optimum, so erfährt das „wirksame Intervall“ sowohl von der Reizschwelle als auch von den hemmenden Reizen her eine Einengung. Bei gut erregbaren Präparaten kommt es auch vor, daß bei Temperaturen unter dem Optimum das wirksame Reizintervall gegen die schwachen Reize hin verschoben wird, indem einerseits die Reizschwellenerregbarkeit steigt, und andererseits vorher erregende Reize zu hemmenden werden.

Wenn wir diese vielleicht paradox aussehende Temperaturreaktion des Öffnungsmuskels verstehen wollen, so müssen wir auf die Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf den Skelettmuskel[1]) eingehen und diese in Beziehung setzen zu der Untersuchung WINTERSTEIN's [2]) über die Wärmelähmung.

Beim kuraresierten Skelettmuskel liegen für uns die Verhältnisse am einfachsten und sind daher geeignet eine Basis für allgemeinphysiologische Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur abzugeben.

Zwischen den Punkten der Kälte und Wärmestarre ändert sich die Reaktion des Muskels so, daß mit steigender Temperatur die Reizschwellenerregbarkeit allmählich zunimmt, um in der Nähe der Temperatur, bei welcher die Wärmestarre eintritt, steil abzusinken. Vor Eintritt der Wärmestarre kommt es zur Wärmelähmung, die gleichfalls durch vollkommenen Erregbarkeitsverlust charakterisiert ist, sich aber von der Wärmestarre durch die Möglichkeit einer Erregbarkeitsrückkehr nach Abkühlung und auch das Fehlen einer Verkürzung unterscheidet. Die Wärmelähmung geht nun keines-

---

[1]) GAD und HEYMANS a. a. O. F. W. FRÖHLICH, Über den Einfluß der Temperatur auf den quergestreiften Muskel. VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. 7, 1907.

[2]) WINTERSTEIN, Wärmelähmung und Narkose. VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. 5, S. 323, 1905.

wegs, wie man meinen könnte, mit einer Herabsetzung der Lebensvorgänge einher, sondern diese sind nach den WINTERSTEIN'schen Untersuchungen außerordentlich gesteigert. Die Wärmelähmung ist charakterisiert durch einen stark gesteigerten Sauerstoffverbrauch, den selbst die gesteigerten Oxydationsprozesse nicht zu decken vermögen, infolgedessen tritt Erstickung ein. Dem entspricht beim Skelettmuskel ein Stadium kurz vor Eintritt der Wärmelähmung, das sich bei gleichzeitig hoher Erregbarkeit für einzelne Reizschwellenreize durch eine starke Ermüdbarkeit charakterisiert.

Das Stadium der Wärmelähmung tritt nun beim Öffner schon bei Temperaturen um 25° C auf, während, wie wir unten sehen werden, die Wärmelähmung des Schließmuskels bei weit höheren Temperaturen eintritt. Bei sinkender Temperatur dehnt sich das „wirksame Reizintervall“ für faradische Reizung immer mehr aus — auch beim Skelettmuskel nimmt mit sinkender Temperatur die Wirksamkeit schwacher faradischer Reize zu — erreicht bei etwa 9—10° C das Optimum der Wirksamkeit, um dann mit weiter sinkender Temperatur wieder abzunehmen. Diese Erscheinung hängt offenbar mit der Verlangsamung der Lebensvorgänge bei sinkender Temperatur in der Weise zusammen, daß die bei hoher Temperatur unter die mechanische Latenz des Muskels fallenden Erregungen sich infolge Verlangsamung der Lebensvorgänge zu einer sichtbaren Wirkung summieren können. Auf gleicher Grundlage muß auch das Verhalten des tonischen Öffnerpräparates beruhen. Wir haben gesehen, daß der Tonus nur bei gut erregbaren Präparaten als Folge einer Reizung auftritt und daß er keineswegs eine der Kontraktur entsprechenden Dauererregung vorstellt, sondern vielmehr als eine an einen Reiz anschließende Folge von Erregungen aufzufassen ist, die in ihrer Dauer von der Stärke des Reizes und der Erregbarkeit des Präparates abhängig ist und so mehr einer tetanischen Erregung entspricht. Die Zunahme des Tonus bei sinkender Temperatur kann nur in einer Dehnung des zeitlichen Verlaufes jeder einzelnen Erregungswelle begründet sein, gleichwie die Zunahme der Hubhöhe eines unter 19° C abgekühlten Skelettmuskels infolge der Dehnung der Erregungswelle in den einzelnen Muskelelementen zustande kommt. Beim erwärmten Öffner haben die einzelnen Erregungswellen der tonischen Erregung einen so kurzen Verlauf, daß sie sich nicht zu einem sichtbaren Erfolg summieren können; mit sinkender Temperatur wird ihr Verlauf gedehnt, sie summieren sich zu einer sichtbaren Zusammenziehung des Muskels, die schließlich maximal wird. Sinkt die Temperatur noch weiter, so nimmt die Dehnung der Erregungs-

wellen noch weiter zu, wir erhalten jetzt die Erscheinungen der Kontraktur, einer Dauererregung. Zwischen Tonus und Kontraktur herrscht das gleiche Verhältnis wie zwischen tetanischer Erregung und z. B. Ermüdungskontraktur, beide können allmählich ineinander übergehen.

Nachdem nun das Verhalten der Erregbarkeit des Öffners ausgedrückt durch das „wirksame Reizintervall“, festgestellt ist, wollen wir untersuchen, inwieweit die Hemmungserscheinung des Öffners mit den an dem lokal geschädigten Nerven auftretenden und zwar gleichfalls durch starke Reizung veranlaßten Hemmungen Übereinstimmung zeigen.

Beim lokal geschädigten Nerven geht in der Regel der Hemmung eine kurzdauernde Erregung voraus. WEDENSKY [1]) und UCHTOMSKY [2]) und F. B. HOFMANN [3]) haben aber auch auf die Beobachtung hingewiesen, daß mitunter starke Reize vollkommen unwirksam sind, während schwache Reize noch Wirkung hervorrufen. Ich kann diese Beobachtungen nicht nur bestätigen, sondern auch erweitern, denn ich konnte in meinen diesbezüglichen Versuchen regelmäßig dieses Stadium beobachten, und auch die Bedingungen seines Auftretens feststellen.

Der normale Nerv beantwortet starke und schwache Faradisation mit einem Tetanus des zugehörigen Muskels. Wird eine Nervenstrecke erstickt, narkotisiert, abgekühlt oder auf eine andere Art geschädigt, so werden bei allmählichem Fortschreiten der Schädigung die durch starken Reiz hervorgerufenen Tetani im Verhältnis zu den durch schwachen Reiz hervorgerufenen immer schwächer und schwächer und bald werden die starken Reize nur mehr von einem Anfangstetanus bzw. einer Anfangszuckung beantwortet. Anfangstetanus und Anfangszuckung lassen sich dadurch leicht voneinander unterscheiden, daß die Höhe der Anfangszuckung der Höhe der durch gleichstarken Einzelreiz hervorgerufenen Zuckung entspricht, während der Anfangstetanus höher ist. Mit weitergehender Schädigung wird die durch starken Einzelreiz veranlaßte Zuckung und gleichzeitig mit ihr die Anfangszuckung niedriger und niedriger, die schwachen tetanisierenden Reize rufen noch immer, wenn auch ge-

---

[1]) WEDENSKY, Die fundamentalen Eigenschaften des Nerven unter Einwirkung einiger Gifte. PFLÜGER's Archiv, Bd. 82, S. 94, 1900.

[2]) UCHTOMSKY, Über den Einfluß der Anämie auf das Nervmuskelpräparat. PFLÜGER's Archiv, Bd. 100, S. 190, 1903.

[3]) F. B. HOFMANN, Studien über den Tetanus III. a. a. O., S. 355, Anm.

schwächte Tetani hervor. Schließlich werden starke und schwache Einzelreize unwirksam und damit verschwindet auch die Wirkung starker faradischer Reizung, schwache faradische Reizung ruft noch Tetanus hervor. Dies ist das gesuchte Stadium, das sich bei einiger Übung und Aufmerksamkeit mit großer Regelmäßigkeit feststellen und bei geeigneter Dosierung der Schädigung über einige Minuten ausdehnen läßt. Der Eintritt dieses Stadiums wird dadurch charakterisiert, daß starke wie schwache Einzelreize eben ihre Wirksamkeit eingestellt haben. (Die Reizstelle liegt bei diesen Versuchen zentral außerhalb der geschädigten Nervenstrecke.) Die Analyse dieser Beobachtung ist folgende: Die Anfangszuckung kommt dadurch zustande, daß die durch die Narkose verlängerte Erholungszeit nach einem Reiz (das Refraktärstadium) nach dem ersten Reiz einer starken und frequenten Reizung länger ist als das Reizintervall und dadurch die folgenden Reize in die Erholungszeiten der vorangehenden fallen und dadurch den Anschein der Unwirksamkeit erwecken; sie verhindern durch ihre rasche Folge die Wiedererholung des Nerven. Bei den schwachen Reizen ist das Refraktärstadium kürzer als das Reizintervall — ich habe seinerzeit auf die Abhängigkeit der Dauer des Refraktärstadiums von der Reizintensität aufmerksam gemacht — es kann infolgedessen Summation der Reize zu einem Tetanus eintreten. Dieses Verhältnis der Wirkung starker und schwacher Reize bleibt bestehen, auch wenn die Schädigung soweit fortgeschritten ist, daß Einzelreize keine Wirkung mehr hervorrufen, nur wird auch hier das „wirksame Reizintervall" eingeschränkt, indem einerseits die „Reizschwellenerregbarkeit" sinkt, andererseits stärkere Reize, welche vorher noch Anfangstetanus gegeben haben, jetzt unwirksam sind. Jetzt kann der erste Reiz keine Anfangszuckung mehr veranlassen, die folgenden sind wie oben unwirksam; bei der schwachen Reizung ist der entsprechende Einzelreiz auch nicht von einer sichtbaren Wirkung gefolgt, bei faradischer Reizung kann es infolge des kürzeren Refraktärstadiums zur Summation der einzelnen Reize kommen, die sich im Auftreten einer tetanischen Verkürzung äußert.

Die Bedingungen für das Eintreten dieses Stadiums sind demnach: Unwirksamkeit des Einzelreizes und ein längeres Refraktärstadium. Beide Bedingungen sind beim Öffnungsmuskel schon unter normalen Verhältnissen realisiert. Die Einzelreize sind unwirksam und die Länge des Refraktärstadiums können wir wohl mit Recht aus der relativ leichten Ermüdbarkeit des Öffners selbst für erregende Reize erschließen.

Wenn auch schon aus dem bisher Gesagten die Analogie zwischen den am Öffnungsmuskel und am lokalgeschädigten Nerven auftretenden Hemmungen offenbar ist, so muß unser Streben darauf gerichtet sein, die Übereinstimmung zu einer noch vollständigeren zu machen. Die Prüfung mit Einzelreizen können wir hier nicht anwenden. Es sind jedoch, soweit es zu übersehen ist, zwei Möglichkeiten der Prüfung vorhanden, die eine, welche die Veränderungen des „wirksamen Reizintervalls“ bei einer Schädigung des Nervmuskelpräparates untersucht, die zweite, die feststellt, welche Veränderungen das „wirksame Reizintervall“ bei Anwendung verschiedener Reizfrequenzen erfährt.

Bei dem lokal geschädigten Nerven der Wirbeltiere wird, wie wir oben gesehen haben, das „wirksame Reizintervall“ bei fortschreitender Schädigung eingeengt, indem vorher erregende Reize zu hemmenden werden und gleichzeitig die Erregbarkeit ausgedrückt durch die Reizschwelle sinkt.

Soll das Nervmuskelpräparat des Öffners geschädigt werden, so liegt natürlicherweise der Gedanke an Vergiftuug nahe. Doch liegen für eine solche die Verhältnisse ungünstig, der freipräparierte Nerv verliert in kurzer Zeit seine Erregbarkeit und bei Einverleibung des Giftes in den Tierkörper kommt es nur zu schwer deutbaren Beeinflussungen. Dies geht mit großer Bestimmtheit aus den diesbezüglichen Untersuchungen über den Einfluß von Curare, Atropin und anderer Gifte hervor, die von Steiner,[1]) Jung,[2]) Vulpian,[3]) Kruckenberg,[4]) Guillebeau und Luchsinger,[5]) Biedermann[6]) und Piotrowsky[7]) unternommen worden sind.

Es bliebe demnach Abkühlung und Schädigung durch Ermüdung. Ich habe letztere aus bestimmten Gründen vorgezogen und zu prüfen gesucht, wie sich die hemmende Grenze bei ermüdenden Reizen verhält.

Anfänglich ergaben sich große Schwierigkeiten, indem bei einem

---

[1]) Steiner, Über die Wirkung des amerikanischen Pfeilgiftes. Archiv für (Anatomie) und Physiologie, S. 152, 1875.

[2]) Jung, De l'action des principaux poissons sur les Crustacés. Compt. rend. LXXXIX, pag. 183, 1879.

[3]) Vulpian, Substances toxiques, pag. 206, 1881.

[4]) Krukenberg, Vergleichende physiologische Studien, Abt. I, S. 110, 1880.

[5]) Guillebeau und Luchsinger, Fortgesetzte Studien zu einer allgemeinen Physiologie der irritablen Substanzen. Pflüger's Archiv, Bd. 28, S. 1, 1882.

[6]) Biedermann, Über die Innervationen usw., Bd. 95.

[7]) Piotrowsky a. a. O.

Versuch durch starke Reizung der vorher erregende Reiz zu einem hemmenden, beim anderen Versuch der vorher hemmende Reiz zu einem erregenden wurde. Erst als die allgemeinen Erregbarkeitsverhältnisse des Öffners einer genauen Untersuchung unterzogen waren, ließ sich die Veränderlichkeit der Resultate mit dem Zustand des Präparates in Zusammenhang bringen. Bei Präparaten mit rasch sinkender Erregbarkeit bewirkt eine länger dauernde faradische Reizung eine starke Erregbarkeitsherabsetzung und Verschiebung des „wirksamen Reizintervalls" gegen die stärkeren Reize hin. Dadurch wird, wie wir schon oben gezeigt, ein vorher hemmender Reiz zu einem erregenden.

Gerade das Gegenteil findet statt, wenn wir ein gut erregbares Präparat mit langsam sinkender Erregbarkeit vor uns haben. Da werden nach einer länger dauernden faradischen Reizung vorher erregende, in der Nähe der hemmenden liegende Reize zu hemmenden. Bei guten Präparaten stoßen wir daher mit großer Regelmäßigkeit auf Kurven, bei denen zuerst Erregung und dann Hemmung eintritt. Siehe Kurve 1 und 8, Taf. 10. Gleichzeitig kann durch Sinken der Reizschwellenerregbarkeit das „wirksame Reizintervall" noch weiter eingeschränkt sein. Auch über den Verlauf eines derartigen Versuches kann am besten ein Versuchsprotokoll Aufschluß geben.

Tabelle III.

Zeit in Minuten	Wirksames Reizintervall, geprüft am II. Glied in mm R. A.	Bemerkungen
0	325—220	
30	300—210	Einschaltung einer 15" dauernden
31	280—220	Reizung mit 130 mm R. A. am III.
33	290—205	Glied.
40	290—205	
50	285—200	Einschaltung einer 20" dauernden
51	270—210	Reizung mit 140 mm R. A. am III.
52	280—205	Glied.
53	280—200	
54	280—200	

Es wäre somit auch in bezug auf die Schädigung der Krebsschere vollständige Übereinstimmung mit dem lokal geschädigten Nerven nachgewiesen.

Gegen die Ermüdungsversuche könnte eventuell der Einwand erhoben werden, daß es durch starke Reizung zu einer Schädigung

des Nerven an der Reizstelle kommt, die mit Ermüdung nichts zu tun hat. Eine derartige lokale Schädigung kommt zuweilen tatsächlich zur Beobachtung; eine Täuschung durch dieselbe kann aber leicht dadurch verhindert werden, daß zwei Reizstellen in die Versuche eingeführt werden, eine zentrale am III. Glied, die zur Ermüdung des Präparates dient, und eine im II. Glied gelegene, an der die durch die ermüdende Reizung veranlaßte Veränderung des „wirksamen Reizintervalls" untersucht wird (Entfernung der beiden Reizstellen voneinander bis zu 25 mm). Tritt durch die Reizung Schädigung des Nerven ein, so schwindet die Erregbarkeit bei III oder ist stark vermindert, während die Erregbarkeit bei II mehr oder weniger unverändert ist. Eine lokale Schädigung des Krebsscherennerven kann auch durch das Einführen der Elektroden in die Scherenglieder zustande kommen. Der mechanische Insult des Nerven äußert sich in einer auf die Einführung folgenden Reaktion der zugehörigen Muskeln und in einem Verlust der Erregbarkeit und Leitfähigkeit der insultierten Nervenstelle.

Bei Doppelreizungen des Präparates kommen noch einige weitere Erscheinungen zur Beobachtung. Lassen wir, wie dies in Kurve 6, Taf. 10, geschehen ist, eine tetaniserende Reizung in nicht zu langen Intervallen auf den Nerven einwirken, so sehen wir eine allmähliche Zunahme der Tetanushöhe eintreten. Diese Zunahme wird stärker, wenn wir in den Reizintervallen an einer mehr zentral gelegenen Stelle eine hemmende Reizung einschalten. Es ist dies eine Art von „Bahnung", die dadurch zustande kommt, daß durch die starke Reizung eine ausgiebigere Verschiebung des wirksamen Reizintervalles gegen die starken Reize erfolgt und dadurch schwach erregende Reize zu stärker erregenden werden.

Wie wir hier nun eine Art „Bahnung" eines peripheren Reizes durch einen zweiten mehr zentral einwirkenden sehen, so kann auch eine rhythmisch unterbrochene faradische Reizung durch eine zweite Reizung gehemmt werden. Es treten bei dieser Hemmung Erscheinungen auf, die, wie schon Biedermann hervorgehoben hat, in weitgehender Analogie zu der Vaguswirkung auf die rhythmischen Kontraktionen des Herzens steht.

Kurve 1, Taf. 10, zeigt einen derartigen Versuch. Die rhythmisch unterbrochene faradische Reizung wird durch eine zweite den Nerven an einer mehr zentral gelegenen Stelle gehemmt. Die Hemmung überdauert die hemmende Reizung, indem die rhythmische Reizung nur andeutungsweise wirksam ist, sogleich aber Kontraktionen hervorruft, sobald sie abgeschwächt wird; erst nach einiger Zeit werden

die früheren Reizstärken wieder wirksam. Dies hängt mit der oben beschriebenen Beobachtung zusammen, daß bei guten Präparaten durch eine längerdauernde Reizung, die Grenze der hemmenden Reize gegen die Reizschwelle hin verschoben wird. Kurve 7 stammt von einem weniger guten Präparat. Nach Aufhören der hemmenden Reizung tritt eine Verstärkung der rhythmischen Erregungen ein. Auch hier war der Zusammenhang mit der Veränderung des „wirksamen Reizintervalls" durch Reizung eines Präparates mit schneller sinkender Erregbarkeit deutlich.

Die Deutung der Versuche über den Einfluß verschieden frequenter Reizung auf den Öffner stieß anfangs gleichfalls auf große Schwierigkeiten, da die Veränderung der Erregbarkeit des Präparates und die Veränderungen des wirksamen Reizintervalles infolge Änderung der Reizfrequenz miteinander interferieren. Erst nach Erkenntnis dieser Tatsachen wurde das Verhalten des Öffnungsmuskels gegenüber verschieden frequenter Reizung verständlich.

Wird die Erregbarkeit eines guten Präparates mit verschiedener Reizfrequenz untersucht, so zeigt sich, daß erst Frequenzen von 4—6 Unterbrechungen in der Sekunde imstande sind, Erregung und Hemmung hervorzurufen, das „wirksame Reizintervall" ist dabei enge. Wird die Frequenz bis etwa 30 Unterbrechungen in der Sekunde gesteigert, so erreicht das „wirksame Reizintervall" seine größte Ausdehnung, das O p t i m u m, es ist gleichzeitig im ganzen gegen die Reizschwelle hin verschoben, indem vorher erregende Reize zu hemmenden werden. Wird die Reizfrequenz noch weiter gesteigert, so wird das „wirksame Reizintervall" wieder eingeengt und gegen die hemmenden Reize hin verschoben.

Tabelle IV.

Reizfrequenz	Wirksames Reizintervall in mm R. A.
6	170
10	176—180
15	185—215
25	195—255
30	200—300
50	180—250
100	160—200

Beistehende Tabelle ist nicht durch einen einzelnen Versuch erhalten, sondern stellt eine Vereinigung mehrerer Versuche dar. Die Durchführung der Erregbarkeitsprüfung an ein und demselben

Präparat stieß wegen der Ungleichheit der reizenden Apparate auf Schwierigkeiten, die eben dadurch zu überwinden gesucht wurden, daß immer in einem Versuche die Reizfrequenzen, die beim gleichen Apparat möglich waren, in ihrer Wirksamkeit auf das Präparat geprüft wurden.

Bei den niedrigeren Frequenzen tritt die Tatsache deutlich hervor, daß Reizstärken, die eben erregend wirken, bei Steigerung der Frequenz zu hemmenden werden. Bei Anwendung höherer Frequenzen tritt das umgekehrte Verhalten ein; die Erregbarkeit des Öffners für hohe Frequenzen ist geringer. Der Öffnungsmuskel zeigt dieselbe Erscheinung wie der markhaltige Nerv bei Reizung mit hohen Frequenzen. Durch die geringe Wirksamkeit der frequenten Reizung kommt es zu einer Verschiebung des „wirksamen Reizintervalls" gegen die starken Reize hin.

Wir haben also auch in bezug auf die Reaktion des Öffnerpräparates auf verschiedene Reizfrequenz vollkommene Übereinstimmung mit dem Verhalten des lokal geschädigten Nerven. Durch Steigerung der Reizfrequenz werden vorher erregende Reize zu hemmenden.

Auf Grund derartiger Frequenzversuche läßt sich auch Näheres über das Refraktärstadium des Öffners aussagen. Es geht aus ihnen namentlich die starke Abhängigkeit der Dauer des Refraktärstadiums von der Intensität des Reizes hervor, wie sie uns auch, wenn auch in weit geringerem Maße beim lokal geschädigten Nerven entgegentritt. Das Refraktärstadium bewegt sich je nach der Reizintensität zwischen 0,16—0,03 Sekunden, kann aber bei Anwendung sehr starker Reize und weniger guten Präparaten sicher noch größere Werte erreichen. Möglicherweise liegt hier der Übergang zur Shockwirkung. Schlecht erregbare Präparate verhalten sich auch gegenüber verschieden frequenter Reizung anders als gute Präparate mit nur langsam sinkender Erregbarkeit. Sie reagieren erst auf Reizfrequenzen von etwa 15 Unterbrechungen in der Sekunde und das Reizfrequenzoptimum liegt bei 25 Unterbrechungen oder noch tiefer, während es bei gut erregbaren Präparaten selbst über 30 Unterbrechungen in der Sekunde liegen kann.

Die bisherigen Ergebnisse zusammenfassend kommen wir zu dem bindenden Schlusse, daß der Hemmungsmechanismus des Öffners auf einer Ermüdung durch starken Reiz beruht und es fragt sich nun, wo der Sitz der Ermüdung zu suchen ist. Es könnte sich um eine gleichmäßige Ermüdung des

ganzen Nervmuskelpräparates handeln. Das hat nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich; denn dort, wo wir Nerv und Muskel in ihrem Verhältnis zueinander prüfen können, treten uns tiefgreifende funktionelle Verschiedenheiten entgegen. Es kann sich nur um eine lokal mehr hervortretende Ermüdung des Nerven, des Muskels oder der Übergangsstelle des Nerven zum Muskel handeln, mögen wir die letztere als „Nervenendigung“, als „rezeptive Substanz“ oder als „Synapse“ bezeichnen. Doch weisen Analogien mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß hier eine leichte Ermüdbarkeit des Nervenendes vorliegt.

Wir wollen nun versuchen auf experimentellem Wege die Lokalisation vorzunehmen. Dabei ist die Entscheidung von großer Wichtigkeit, ob die direkte Muskelreizung durch Nervenreiz gehemmt wird. Biedermann[1]) gibt an, daß dies der Fall ist, wir werden sehen, daß die Hemmung der direkten Muskelreizung durch Nervenreizung nur eine scheinbare ist.

Wird die Muskelerregbarkeit eines guten Präparates geprüft, nachdem die Reizelektroden vorsichtig in das I. Glied in der Gegend des Öffners eingestochen worden sind, so zeigt sich bei allmählicher Verstärkung des Reizes, daß genau wie bei der Nervenreizung zuerst eine erregende Reizstärke zur Beobachtung kommt und bei weitergehender Verstärkung die Reize hemmend wirken. Im Gegensatz zur Nervenreizung tritt aber bei noch weitergehender Verstärkung des Reizes wieder Erregung auf. Diese Beobachtung findet wohl darin ihre einfache Erklärung, daß die direkte Muskelerregbarkeit eine geringere ist als die indirekte, daß bei schwächerer Reizung die Nerven im Muskel, bei stärkerer Reizung der Muskel selbst erregt wird. Diese Erklärung findet außer in der Analogie mit unseren Skelettmuskeln noch in der Beobachtung eine Stütze, daß bei einzelnen Präparaten der Nerv nach starker Reizung förmlich shokartig in seinem ganzen Verlauf die Erregbarkeit verliert, während die direkte Muskelerregbarkeit noch vorhanden ist und zwar für eine Reizstärke, die ungefähr der entspricht, bei welcher bei direkter Muskelreizung und erhaltener Nervenerregbarkeit die Kontraktionen des Muskels wieder auftreten; auch sind bei dieser Reizstärke Einzelreize wirksam, während vom Nerven aus Einzelreize immer unwirksam erscheinen. Als weiterer Unterschied zwischen direkter und indirekter Muskelreizung wäre noch die be-

[1]) Biedermann, Über die Innervation der Krebsschere, a. a. O. Bd. 95, III.

deutend geringere Ermüdbarkeit des direkt erregten Muskels für länger dauernde faradische Reizung anzuführen.

Wenn demnach ein gut erregbarer Öffner durch eine schwache rhythmisch unterbrochene faradische Reizung direkt erregt wird, so liegt keine direkte Muskelreizung vor, sondern Reizung der im Muskel verlaufenden Nerven, es kann daher nicht wundernehmen, wenn ein starker Nervenreiz die rhythmische Reizung hemmt, genau wie es vorher bei Doppelreizung des Nervenstammes geschah. Wird dagegen der Muskel mit starken Reizen erregt und diese Erregung vom Nerven aus zu hemmen versucht, so ist das erfolglos. Selbst die stärkste Nervenreizung ist nicht imstande auch nur eine Spur einer Hemmung der direkten Reizung zu veranlassen. Die Hemmung zeigt sich erst an der tonischen Nachwirkung, die nach Aufhören der direkten Reizung auftritt. Kurve 5, Taf. 10, zeigt einen solchen Versuch. In Kurve 5 haben wir auch einen Fall vor uns, in dem eine Mischung von Tonus und Kontraktur auftritt. Das Präparat reagierte vor Applizierung der direkten Reizung tonisch, die direkte Reizung des Muskels veranlaßte das Auftreten einer Kontraktur, damit hängt die langsame Entwicklung der Hemmung zusammen.

Die Hemmung der tonischen Nachwirkung kann nun wie die Kurven 2, 3 und 4, Taf. 10, zeigen, selbst wenn eine starke direkte Muskelreizung Anwendung findet, eine Hemmung durch Nervenreizung vortäuschen. In Kurve 3, Taf. 10, sinken die rhythmischen Kontraktionen während der hemmenden Reizung ab ohne an Höhe zu verlieren, in Kurve 4, Taf. 10, geht das Absinken mit einer Größenzunahme der einzelnen Kontraktionen einher. Das Absinken hat in der Hemmung der tonischen Nachwirkung jeder einzelnen faradischen Reizung seine Ursache. Die Höhenzunahme in Kurve 4, Taf. 10, ist durch das Absinken bedingt, denn wie Kurve 2, Taf. 10, deutlich zeigt sind die einzelnen tetanischen Kontraktionen um so höher, je tiefer ihr Fußpunkt liegt.

S o m i t w ä r e f e s t g e s t e l l t, d a ß d e r S i t z d e r H e m m u n g n i c h t i m M u s k e l l i e g e n k a n n. Es bleiben demnach Nerv und Nervenendorgan übrig. Es konnte hier durch Anwendung der Methode Nervenstrecken durch Elektrotonus leitungsunfähig zu machen, die Entscheidung getroffen werden.

Wie die Untersuchungen von Biedermann gezeigt haben, folgt auch der Krebsscherennerv dem polaren Erregungsgesetz. Der konstante Strom kann dem Nerven durch Platinelektroden oder auch mittels in isotonische Kochsalzlösung getauchter, entfetteter Wollfäden zugeführt werden. Es zeigt sich dabei, daß der Nerv durch den konstanen Strom leicht geschädigt wird. Wird durch das

II. Scherenglied der Strom geschickt und im III. Glied mittels faradischer Reizung die Leitfähigkeit der elektrotonisierten Strecke geprüft, so dokumentiert sich seine Wirkung durch das nach kurzer Zeit erfolgende Verschwinden der Leitfähigkeit, nach Öffnung des Stromes kehrt die Leitfähigkeit in kürzerer oder längerer Zeit wieder. Man kann sich nun hierbei eines Kunstgriffes bedienen, den WEDENSKY[1]) am Froschnerven verwendet hat. WEDENSKY schickte durch den Nerven einen starken konstanten Strom und schwächte diesen ab, sobald die Aufhebung der Nervenleitung zu konstatieren war. Es ergab sich dabei, daß die Stromstärke allmählich bis zu einem kleinen Bruchteil abgeschwächt werden konnte, ohne daß die Leitfähigkeit wiederkehrte. Wurde jetzt der Strom geöffnet, so kehrte die Leitfähigkeit momentan wieder. Wird jetzt der schwache Strom geschlossen so ist die Leitfähigkeit der Strecke ebenso schnell wieder aufgehoben. Der gleiche Versuch kann auch am Krebsnerven ausgeführt werden. Schon wiederholtes Schließen und Öffnen namentlich eines absteigenden, mittelstarken Stromes genügt, ein Stadium herbeizuführen, in welchem schwache Ströme, die weder Öffnungs- noch Schließungszuckung nach sich ziehen, die Leitung plötzlich aufheben und nach Öffnung des Stromes die ebenso schnell eintretende Restitution der Leitung zulassen.

Mit Hilfe dieser Methode sollten die Ermüdungsverhältnisse des Krebsscherennerven folgendermaßen geprüft werden. Wirkt auf einen tonischen Öffnungsmuskel vom Nerven eine starke Reizung ein, so erfolgt Hemmung des Tonus. Wird zwischen der Reizstelle und dem Muskel eine Nervenstrecke leitungsunfähig gemacht, so muß für den Fall, daß der Sitz der Hemmung nicht im Nerven ist, eine starke am III. Glied längere Zeit einwirkende Reizung nach Wiederherstellung der Leitung seine Wirksamkeit entfalten. Dies tritt tatsächlich ein. Es kann demnach die Hemmung nicht im Nerven sitzen; es bleibt für ihre Lokalisation nur das Nervenendorgan übrig. Desgleichen müssen wir das Nervenendorgan als Sitz des Tonus annehmen, denn es wäre sicher eine unberechtigte Annahme, wenn wir den hemmbaren Tonus an einen anderen Ort verlegen wollten, als der ist, an dem sich die Hemmungen abspielen.

Die Hemmung des Öffnungsmuskels beruht auf einer Ermüdung des Nervenendorgans durch starke Reizung. Die Ermüdung kommt dadurch zustande,

---

[1]) WEDENSKY, Erregung, Hemmung und Narkose a. a. O.

daß das Refraktärstadium des Nervenendorgans nach einem starken Reiz und zwar abhängig von der Reizintensität verhältnismäßig lange ist. Bei frequenter und starker Reizung fallen daher die folgenden Reize in das Refraktärstadium des ersten Reizes, der an sich keinen sichtbaren Reizerfolg hervorzurufen vermag, und erscheinen als unwirksam. Infolgedessen kann Hemmung ohne vorhergehende sichtbare Erregung auftreten.

Die tonische Erregung des Öffners tritt niemals spontan auf; sie ist immer die Folge einer Reizung. Nur gut erregbare und frische Präparate haben die Fähigkeit, Reize mit einer tonischen Erregung zu beantworten. Der Tonus läßt sich von einer Dauererregung (Kontraktur) scharf trennen, er verhält sich zu einer Ermüdungskontraktur etwa so, wie Ermüdungskontraktur und Tetanus am Skelettmuskel der Wirbeltiere. Er beruht wohl darauf, daß das Nervenendorgan wie auch andere Formen der lebendigen Substanz die Fähigkeit hat, einen Reiz mit einer längeren Folge von Erregungen zu beantworten. Der Tonus nimmt mit steigender Temperatur ab, mit sinkender Temperatur zu, geht aber unterhalb einer bestimmten Temperatur, die etwa bei 15—16° C liegt, allmählich in eine typische Kontraktur über.

Es kommt am Öffnungsmuskel zu einer Art „Bahnung“, die darauf beruht, daß infolge Erregbarkeitsherabsetzung durch eine starke Reizung ein vorher hemmender Reiz zu einem erregenden wird.

Das Refraktärstadium des Öffnungsmuskels nach einem Reiz steht in enger Abhängigkeit zur Reizintensität, es bewegt sich in Werten von 0,16—0,03″.

Wenn wir nun zu dem Resultat gekommen sind, daß der Hemmungsmechanismus des Öffners auf einer Ermüdung des Nervenendorganes durch starken Reiz beruht, so ist die Entscheidung wichtig, ob sich diese Art der Ermüdung, wie sie uns hier entgegentritt, und die ihre Ursache in einem sehr langsamen Ablaufen der Erregungswelle und in der Abhängigkeit der Dauer der Erregungswelle von der Intensität der Reizung findet, sich von der Art der Ermüdung, wie sie uns sonst entgegentritt, unterscheidet. Daß wir es hier in der Tat nur mit quantitativen Unterschieden zu tun

haben, illustrieren am besten die Versuche am schwach kurare-sierten Nervenendorgan des Frosches. Faradisieren wir den Nerven, so tritt um so schneller Ermüdung ein, je rascher die Reize einander folgen. Erreicht die Reizfrequenz eine gewisse Höhe, die abhängig ist vom Zustand und von dem Grad der Vergiftung des Nervenendorgans, so sinkt, wie Wedensky gezeigt hat, der Tetanus momentan ab, um sofort wieder anzusteigen, wenn die Reizfrequenz erniedrigt wird. Es läßt sich hier ein kontinuierlicher Übergang von der unter normalen Verhältnissen bei rhythmischer Reizung auftretenden Ermüdung und der auf Ermüdung beruhenden Hemmung des Öffners der Krebsschere feststellen.

Der Schließmuskel der Krebsschere.

Das Präparat des Schließmuskels wird hergestellt, indem an der Seite des I. Gliedes der Schere, an der die bewegliche Branche aufsitzt, und zwar nahe an der beweglichen Branche (bei b unserer Zeichnung) die Schere mittels einer kleinen Knochenzange geöffnet und mit einem feinen Messer die zutage tretende Sehne des Öffners durchschnitten wird.

Der Schließmuskel reagiert im Gegensatz zum Öffner auf einzelne Nervenreize, er kann die Trennung vom Tierkörper lange überleben. Ich habe selbst 40 Stunden nach der Herstellung des Präparates den Muskel durch Nervenreiz noch erregbar gefunden. Zu dieser Eigenschaft steht die Beobachtung in einem gewissen Gegensatz, daß der Tonus des Schließmuskels einen viel empfindlicheren Vorgang vorstellt als beim Öffnungsmuskel; ein gut ausgebildeter Tonus kommt beim Schließer viel seltener zur Beobachtung als beim Öffner; schon eine geringe Schädigung des Präparates bedingt den vollkommenen Verlust des Tonus.

Auch beim Schließmuskel kommt im Falle des Vorhandenseins eines kräftigen Tonus nur die hemmende, beim tonuslosen nur die erregende Wirkung zum Ausdruck. Nur schwach tonische Schließer zeigen je nach der angewandten Reizstärke Hemmung und Erregung; auch beim Schließmuskel geht, wie besonders hervorgehoben werden soll, bei allmählicher Verstärkung des Reizes die Hemmung kontinuierlich in die Erregung über.

Haben wir einen tonuslosen Schließmuskel vor uns und bestimmen wir durch allmähliches Annähern der Rollen des Induktoriums die wirksame Reizstärke, so bekommen wir bei faradischer Reizung an der Reizschwelle keinen dauernden Tetanus, sondern

nur einen Anfangstetanus, der an Höhe und Dauer mit wachsender Reizstärke zunimmt. Erst von einer gewissen Reizstärke an reagiert der Schließmuskel tetanisch (siehe Kurve 23, Taf. 11). Das Reizintervall, in welchem der Schließer mit Anfangstetanus reagiert, kann bei gut erregbaren Präparaten 30—40 mm R. A. und noch mehr betragen, bei schlechteren Präparaten ist dieses Reizintervall eng begrenzt, bei etwas ermüdeten Präparaten läßt es sich entweder gar nicht nachweisen oder es ist nur angedeutet. Von der Tatsache, daß diese Anfangstetani mit der Hemmung in Zusammenhang stehen, kann man sich leicht in jenen Versuchen überzeugen, in denen der Schließer anfangs keinen Tonus aufweist und auf schwache Reizung mit Anfangstetanus reagiert, dann infolge einer stärkeren Reizung Tonus auftritt, und nun jene Reizstärken, die vorher Anfangstetanus hervorriefen, auf den Tonus hemmend wirken; in Fällen mit nicht maximalem Tonus kann der Hemmung eine kurzdauernde Erregung vorausgehen, wie dies z. B. Kurve 21, Taf. 11, zeigt. In engem Zusammenhang mit der Beobachtung, daß die Anfangstetani mit der Intensität der faradischen Reizung an Dauer und Intensität zunehmen, steht die Tatsache, daß bei Reizung stark tonischer Muskeln die Stärke der Hemmung mit wachsender Reizintensität bis zu jener Grenze zunimmt, bei welcher der tonuslose Muskel mit dauernder tetanischer Erregung reagiert. Mit der Intensitätszunahme der Hemmung geht eine deutliche Verlängerung der Latenzzeit einher. Bei schwach tonischen Muskeln kann der Hemmung entsprechend der Latenzzeitverlängerung eine kürzer oder länger dauernde Erregung vorausgehen (Kurve 21, Taf. 11).

Der Verlauf eines im Anschluß an eine Reizung auftretenden Tonus kann wie beim Öffner ein gleichmäßiger oder auch ein ungleichmäßiger, von regellos abwechselnden Kontraktionen und Erschlaffungen unterbrochener sein (s. die Kurven 11 u. 27, Taf. 10 u. 11).

Bei einer großen Reihe von Präparaten kann durch vorsichtiges Abstufen der Reize zwischen jenen Reizen, die Anfangstetanus und jenen, die andauernden Tetanus nach sich ziehen, eine Reizstärke gefunden werden, die einen rhythmischen Wechsel von Kontraktionen und Erschlaffungen des Schließmuskels auslöst. An den intakten Tieren konnte ich derartige rhythmische Kontraktionen nie beobachten, sie fehlen anscheinend dem Öffnungsmuskel vollkommen. Es käme ihnen demnach keine biologische Bedeutung für das Tier zu, wohl aber scheint die Analyse ihres Zustandekommens für das Verständnis der rhythmischen Vorgänge von Bedeutung; wir haben hier einen Fall von Rhythmenbildung vor uns, beruhend auf

einer Transformation höherer Reizfrequenzen in einen niedrigeren Rhythmus von Kontraktionen.

Im Übergangsbereich der hemmenden Reize zu den erregenden stoßen wir noch auf eine weitere Erscheinung, die wegen ihrer allgemeinen Verbreitung große Bedeutung zu haben scheint. Es zeigt sich, daß bei Schädigung des Präparates durch längere Dauer des Versuches oder durch starke Reizung diejenigen Reize, die vorher Anfangstetanus veranlaßten, jetzt einen während der ganzen Reizung dauernden Tetanus hervorrufen. Das Reizintervall, in welchem noch Anfangstetani auftreten, wird mehr und mehr eingeschränkt, schließlich rufen auch Reize, die vorher gar nicht wirksam gewesen sind, Tetani hervor. Es charakterisiert sich der Beginn einer Schädigung des Schließers durch ein Steigen der „Reizschwellenerregbarkeit“ für faradische Reizung, das selbst mehr als 50 mm R. A. betragen kann. Dadurch, daß diese Erscheinung mit einer Kontrakturentwicklung einhergeht, wird ihre Analogie mit entsprechenden Beobachtungen an dem sich unter „Treppenbedingungen“ befindlichen Skelettmuskel klar. Es läßt sich auch am Präparat des Schließers Tonus und Kontraktur voneinander scharf unterscheiden. Tonus tritt nur an gut erregbaren Präparaten auf, die auf schwache Reize mit Anfangstetanus reagieren, er wird durch schwache Reize gehemmt, die Kontraktur tritt an weniger gut erregbaren Präparaten auf, die auf schwache Reize nur mit tetanischen Kontraktionen reagieren; sie ist charakterisiert durch eine Dehnung der Erschlaffung nach jedem Reiz, sie wird durch schwache Reize nicht gehemmt.

Von dieser Steigerung der „Reizschwellenerregbarkeit“ im Verlauf eines Versuches soll das folgende Versuchsprotokoll ein Beispiel geben. dessen Werte von einem tonuslosen, gut erregbaren Präparate stammen.

In Tabelle V tritt uns förmlich eine Umkehr des Verhaltens des Schließerpräparates im Verlauf des Versuches entgegen. Ein Reiz von 200 mm R. A., der im Beginn des Versuches einen Anfangstetanus hervorrief bzw. hemmend wirkte, bewirkte später eine tetanische Kontraktion des Muskels. Das gleiche Verhalten konnte auch am Nervmuskelpräparat des Frosches beobachtet werden. Während eine schwache tetanisierende Nervenreizung eines frischen und gut erregbaren Präparates Hemmung einer zweiten, schwachen Einzelreizung des Nerven bewirkt, verstärkt im Verlauf des Versuches eine schwache tetanisierende Reizung, die zweite Reizung;

auch diese Erscheinung ist an das Auftreten einer Kontraktur geknüpft.

Tabelle V.

Zeit	Reizschwellen-erregbarkeit in mm für faradische Reizung	Reizintervall, in welchem Anfangs-tetanus auftritt	Anmerkungen
0	210	210—180	
30	210	210—190	
45	210	210—195	
60	210	210—205	
80	210	0	
110	225	0	Erschlaffung stark gedehnt

Die Steigerung der „Reizschwellenerregbarkeit“ für faradische Reize tritt besonders deutlich auch nach einer starken tetanisierenden Reizung ein. Die Kurve 36 und 37, Taf. 12, gibt ein Beispiel davon. In Kurve 36 wird der Reiz von 160 mm R. A., der vor der länger dauernden faradischen Reizung vollkommen unwirksam war, deutlich wirksam und zwar um so stärker, je stärker die Kontraktur ist, die sich an die starke Reizung anschließt. Gegen das Ende derselben wird der Reiz von 160 mm R. A. wieder unwirksam. In Kurve 37 tritt uns die Steigerung der Reizschwellenerregbarkeit während des Bestehens einer nach einer stärkeren Reizung zurückbleibenden Kontraktur in eklatanter Weise entgegen. Der Reiz von 175 mm R. A. ist anfänglich nicht wirksam; wird nun eine Reizung von 130 mm R. A. eingeschaltet, so wird während der Dauer der sich anschließenden Kontraktur auch ein Reiz von 180 mm R. A. wirksam, während der Reiz von 175 mm R. A. maximale Kontraktion des Schließers veranlasst. Mit dem Nachlassen der Kontraktur läßt auch die Wirksamkeit der Reizung nach.

Die gleichen Erscheinungen treten uns auch bei der Abkühlung des Präparates entgegen. Die Tabelle V könnte gleichsam auch als Paradigma eines Abkühlungsversuches am tonuslosen Schließer dienen. Es müßten nur statt der zunehmenden Zeit die abnehmenden Temperaturen hingedacht werden. Durch die Abkühlung kommt es zur Einschränkung des Intervalles, innerhalb dessen Anfangstetani auftreten, die „Reizschwellenerregbarkeit“ für tetanisierende Reize steigt an, die Erschlaffung des Muskels wird gedehnt, und schließlich geht diese Dehnung in eine dauernde Kontraktur über, die nicht die geringste Spur einer Hemmungswirkung erkennen läßt. Wird

das Präparat wieder erwärmt, so läßt die Kontraktur nach, die Anfangstetani treten wieder hervor, die „Reizschwellenerregbarkeit" sinkt. Bei weitergehender Erwärmung zeigt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß die Wärmelähmung des Schließers erst bei weit höheren Temperaturen erfolgt, als dies beim Öffnungsmuskel der Fall ist. Diese Temperatur liegt zwischen 35 und 40° C, also 10—15° höher als beim Öffner. In dieser Tatsache liegt jedoch nicht der Nachweis einer verschiedenen Wärmelähmungstemperatur der beiden Muskeln; denn wir haben beim Öffnungsmuskel durch direkte Reizung erkannt, daß der Sitz der Funktionslosigkeit nicht im Muskel selbst liegt.

Beim tonischen Schließmuskel äußert sich wie beim Öffnungsmuskel die sinkende Temperatur durch Abnahme der hemmenden Wirkung schwacher Reize, die steigende Temperatur durch Abnahme des Tonus.

Bei den Versuchen mit Abkühlung des tonuslosen Schließmuskels können wir uns nun einigermaßen über das Zustandekommen der so auffallenden und manchmal außerordentlich starken Steigerung der Reizschwellenerregbarkeit für faradische Reizung Klarheit verschaffen.

Vor allem nimmt mit fortschreitender Abkühlung die Erregbarkeit für Einzelreize ab, eine Abnahme, die sich sowohl darin äußert, daß die Höhe der durch maximale Einzelreize hervorgerufenen Einzelzuckung abnimmt als auch die „Reizschwellenerregbarkeit" für Einzelreize vermindert ist. Gleichzeitig zeigen die einzelnen Zuckungen eine starke Dehnung ihres Verlaufs, die als die einzige Ursache der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung aufzufassen ist. Wird ein Präparat, das maximale Einzelreizung nicht mit vollständigem Scherenschluß beantwortet, mit rhythmischen Induktionsschlägen in Intervallen von $^1/_4$—$^1/_2$ Sekunde gereizt, so resultiert ein unvollkommener Tetanus, wird das Präparat abgekühlt und dann die Wirkung der gleichen Reizung geprüft, so geht infolge der Dehnung des zeitlichen Verlaufes jeder einzelnen Zuckung der Anstieg des unvollständigen Tetanus steiler vor sich und es wird eine größere Höhe erreicht. Es liegt hier dieselbe scheinbare Steigerung der Leistungsfähigkeit vor, wie sie unter analogen Bedingungen an Muskeln und Nerven der Wirbeltiere zur Beobachtung kommt.[1]) Bei anderen Präparaten kann sich diese Erregbar-

[1]) F. W. FRÖHLICH, Über die scheinbare Steigerung der Leistungsfähigkeit des quergestreiften Muskels im Beginn der Ermüdung („Muskel-



keitssteigerung durch Dehnung des zeitlichen Verlaufes in etwas anderer Weise äußern. Es kommt zu der Erscheinung, die RICHET[1]) unter dem Namen „Addition latente“ zusammengefaßt, die BIEDERMANN[2]) auch an den abgekühlten Zentren des Froschrückenmarks beobachtet hat und die darin besteht, daß bei Superposition mehrerer Reize die Wirksamkeit derselben ganz außerordentlich rasch zunimmt.

Es liegen hier offenbar Übergänge von Beobachtungen vor uns, die wir unter dem Namen der „Treppe“, der „Summation“, der „Bahnung“ von Reizen zusammenfassen, und die das Gemeinsame haben, nicht in einer tatsächlichen Steigerung der Erregbarkeit begründet zu sein, sondern in einer starken, durch vorhergehenden Reiz bewirkten Dehnung des Erregungsverlaufes von an sich träge reagierenden Organen ihre Ursache finden.

So liegen die Verhältnisse für maximale Reize, die analoge Ursache muß auch die gleichzeitig auftretende Erregbarkeitssteigerung für schwache faradische Reizung haben. Das normale Nervenmuskelpräparat des Schließers reagiert auf eine schwache faradische Reizung nicht, da bei schnellerem Ablauf der Erregungsvorgänge die einzelnen Erregungswellen unter die mechanische Latenz des Muskels fallen, ist aber der Ablauf der einzelnen Erregungswellen gedehnt, so kann es auf Grund des oben geschilderten Prinzips zu einem Sichtbarwerden des Reizerfolges kommen. Die entsprechenden Verhältnisse lassen sich auch am gewöhnlichen Nervmuskelpräparat darstellen. Auf diese Verhältnisse soll jedoch an anderer Stelle eingegangen werden.

Auch für die stärkere tetanische Reizung eines weniger erregbaren Präparates sehen wir, wie Kurve 12, Taf. 10, zeigt, im Verlauf einer durch Pausen unterbrochenen Reizung, den Anstieg steiler werden und den Tetanus an Höhe zunehmen.

Die bisher ausgeführten Untersuchungen über die allgemeinen Lebensäußerungen des Schließmuskels, sein Verhalten gegenüber Erstickung, verschiedenen Temperaturen, dem Absterbeprozeß, und schließlich die Untersuchungen über seine Reaktionen auf starker und schwacher Reizung können als Grundlage einer Analyse der Hemmungs-

treppe“), der Kohlensäurewirkung und der Wirkung anderer Narkotika (Äther, Alkohol). VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. V, p. 238, 1905.

[1]) RICHET, Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882.

[2]) BIEDERMANN, Beiträge zur Reflexfunktion des Rückenmarks. PFLÜGER's Archiv, Bd. 80, S. 458, 1900.

erscheinungen dienen. Auf den Zusammenhang zwischen Anfangstetanus und Hemmung wurde bereits hingewiesen; der erste Schritt gilt daher der Analyse des Anfangstetanus. Die Fähigkeit des Schließmuskels, schwache Reize mit einem Anfangstetanus zu beantworten, ist gleich wie sein Tonus gegenüber geringen Schädigungen sehr empfindlich, es lag daher die Annahme nahe, daß der Anfangstetanus auf einer leichten Ermüdbarkeit des Schließerpräparates für schwache Reize beruht, während gleichzeitig die Ermüdbarkeit für starke Reize eine verhältnismäßig geringe ist.

Diese Annahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen, galt es nun; dabei konnten wir uns auch des Einzelreizes bedienen, um festzustellen, wie sich der Schließmuskel namentlich gegenüber verschieden frequenter Reizung verhält.

Wirken Reizschwellenreize in Intervallen von 1 Sekunde auf den Nerven des Schließers ein, so ist nahezu jeder Reiz von einer Zuckung gefolgt, wird das Reizintervall verkleinert, so fallen einzelne Reize aus und zwar um so mehr, je kleiner das Reizintervall wird; es werden aber auch bei kürzeren Reizintervallen sogleich alle Reize wirksam, wenn die Reizintensität gesteigert wird. Die analogen Verhältnisse lassen sich auch am gut erregbaren Nervmuskelpräparat vom Frosch zur Darstellung bringen. Das Verhalten des Schließerpräparates gegenüber verschieden intensiver und frequenter Reizung wurde auch graphisch dargestellt. Kurve 34 und 35, Taf. 12, zeigen derartige Versuche. Kurve 35 zeigt die Wirksamkeit von Einzelreizen, die mit einer Frequenz von 2 Unterbrechungen in der Sekunde den Nerven treffen, bei 10 Unterbrechungen bekommen wir einen unvollkommenen Tetanus, bei 15 Unterbrechungen tritt nur ein Anfangstetanus auf. Die Höhe des Anfangstetanus ist etwas geringer als die der Einzelzuckungen; dies hängt wohl mit der gleichen Erscheinung zusammen, die, wie schon oben erwähnt, beim gewöhnlichen Nervmuskelpräparat erst bei höheren Frequenzen (etwa 150 Unterbrechungen) zutage tritt. Infolge Steigerung der Frequenz wird die Dauer des einzelnen Reizes verkürzt, seine Wirksamkeit vermindert.

In Kurve 34, Taf. 12, wurden wirksamere Reize angewendet. Wir erhalten hier bei 15 Unterbrechungen in der Sekunde keine Anfangszuckung, sondern einen Anfangstetanus, der mit abnehmender Frequenz an Höhe zunimmt (13 Unterbrechungen bei der dritten Reizung) und bei Reizung mit 6 Unterbrechungeu in einen unvollkommenen Tetanus übergeht.

Kurve 17, Taf. 11, zeigt das gleiche Verhalten bei Anwendung noch

höherer Frequenzen und noch stärkerer Reizintensitäten. 30 Unterbrechungen rufen Anfangstetanus, 7 Unterbrechungen Tetanus hervor.

In gleicher Weise läßt sich auch die Abhängigkeit der Reaktion des Schließers von der Reizintensität darstellen. Kurve 33, Taf. 12, gibt von einem derartigen Versuch ein Beispiel. Der Reiz von 255 mm R. A. ist nicht wirksam, der Reiz von 250 ruft unvollkommenen Tetanus, der Reiz von 253 mm R. A. einen Anfangstetanus hervor. Die Frequenz der Unterbrechungen ist dabei 3 Reize in der Sekunde.

Es wäre somit auch hier das Auftreten der Anfangstetani in Verhältnis gesetzt zur Reizfrequenz und Reizintensität. Es ist jedoch ein anderes als es uns beim Öffnungsmuskel entgegentritt. Steigerung der Reizfrequenz begünstigt wohl den Eintritt des Anfangstetanus, während die Steigerung der Reizintensität dem Eintritt des Anfangstetanus entgegenwirkt.

Wenn wir dies anders ausdrücken wollen, so können wir sagen: Das Refraktärstadium für einen schwachen Reiz ist in Bezug auf einen gleichschwachen Reiz bedeutend länger als für einen stärkeren, es bedarf daher bei einem stärkeren Reiz einer höheren Reizfrequenz, um einen Anfangstetanus hervorzurufen. Lassen wir einen schwachen Reiz auf das Präparat einwirken, so ruft derselbe eine Einzelzuckung hervor, lassen wir diesen Reiz in steigender Reizfrequenz einwirken, so tritt bis zu einer bestimmten Reizfrequenz, die abhängig ist von der angewandten Reizintensität und dem Zustand des Präparates bis etwa 10 Unterbrechungen in der Sekunde Summation der Reize zum Tetanus ein, während bei weiter anwachsender Frequenz die Reizung unwirksamer wird, indem wir bloß Anfangstetanus bzw. Anfangszuckung erhalten. Anfangszuckung dann, wenn das Refraktärstadium länger ist als das Reizintervall, dann fällt der zweite Reiz in die Erholungszeit des ersten, der dritte in die Erholungszeit des vorangehenden; es erscheint nur der erste Reiz wirksam, Anfangstetanus dann, wenn das Refraktärstadium im Beginn der Reizung etwas kürzer ist als das Reizintervall, aber im Verlauf der Reizung eine Verlängerung erfährt und dadurch die folgenden Reize keine sichtbare Wirkung hervorbringen können.

In Erkenntnis des Zusammenhanges zwischen Anfangstetanus und Hemmung stand es zu erwarten, daß die entsprechende Wirkung verschieden frequenter Reizung auch beim tonischen Schließer vorhanden sei. Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigt die Kurve

16, bei welcher die gleiche Reizstärke bei 25 Unterbrechungen Hemmung des Tonus, bei 6 Unterbrechungen Verstärkung des Tonus hervorruft.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn die Wirkung verschiedener Reizfrequenz und Reizintensität auf ein weniger gut erregbares Präparat geprüft wird. Bei diesen sind einerseits Einzelreize überhaupt unwirksam, andererseits ist weder Tonus vorhanden, noch werden schwache Reize von einem Anfangstetanus beantwortet, es verhält sich ein derartiges Präparat so, wie das Nervmuskelpräparat vom Frosch, es rufen frequentere Reize eine stärkere Kontraktion hervor als weniger frequente Reize (Kurve 18, Taf, 11). Von einer bestimmten Frequenz an, die in erster Linie vom Zustand des Präparates abhängig ist, wird die frequentere Reizung weniger wirksam als die weniger frequente, es tritt derselbe Hemmungsmechanismus auf wie am Öffnungsmuskel oder am ermüdeten Nervmuskelpräparat vom Frosch (siehe Kurve 20, Taf. 11).

Nach dem bisher Erwähnten kann kein Zweifel sein, daß die Hemmung des Schließers auf einer relativen Ermüdbarkeit des Präparates für schwache Reize beruht.

Die relative Ermüdbarkeit für schwache Reize ist aber nicht nur dem Schließmuskel der Krebsschere eigentümlich, sondern sie scheint mehr oder minder stark bei allen Formen der lebendigen Substanz, namentlich aber bei den Zentren ausgeprägt zu sein.

Bei Doppelreizung des Schließmuskelnerven kommen die gleichen Erscheinungen zur Beobachtung wie am Öffner. Es kann eine schwach erregende Reizung durch eine andere schwache Reizung oder selbst durch eine scheinbar unwirksame Reizung gehemmt werden. Kurve 26, Taf. 11, zeigt ein Beispiel. Bei näherer Betrachtung macht diese Hemmung jedoch einen paradoxen Eindruck, denn eigentlich müßten die beiden Reizungen einen stärkeren Reizerfolg ergeben, haben wir doch gesehen, daß Steigerung der Reizintensität beim Schließer eine Verstärkung der Erregung veranlaßt. Um das Auftreten dieser Hemmung zu verstehen, müssen wir uns fragen, was eigentlich bei der Doppelreizung geschieht. Wirken beide Reize auf verschiedenen Nervenstellen ein, so können, was sich wohl nur selten ereignet, die Erregungswellen gleichzeitig zum Muskel gelangen, dann müssen sich die beiden Erregungen in ihrer Wirkung verstärken, es muß ein stärkerer Reiz resultieren und infolgedessen eine stärkere Kontraktion auftreten, dies ist in der Tat ab und zu der Fall. Viel häufiger wird es sich wohl er-

eignen, daß die von den beiden Reizstellen ausgehenden Erregungen nicht gleichzeitig zum Muskel gelangen, es müssen beide Reizungen wie eine Steigerung der Reizfrequenz wirken, es muß Hemmung eintreten. Dies trifft auch meistens zu. Günstiger für den doppelsinnigen Reizerfolg, d. h. regellose Folge von hemmender und verstärkender Wirkung zweier Reizungen, liegen die Verhältnisse dann, wenn beide Reize die gleiche Nervenstelle treffen, es kann aber auch eine Versuchsanordnung getroffen werden, bei der die Reize vollkommen synchron auf den Nerven einwirken. Dies kann in folgender Weise geschehen: Die primären Rollen zweier Induktorien werden mit demselben Neef'schen Hammer verbunden, die beiden sekundären Rollen stehen mit dem gleichen Elektrodenpaar in Verbindung. Bei Vornahme des Versuches wird die eine Rolle aus dem Bereich der Wirksamkeit der zugehörigen primären Rolle geschoben, und mit dem anderen Induktorium derjenige Rollenabstand bestimmt, bei welchem Anfangstetanus eintritt, das gleiche wird auch für das zweite Induktorium festgestellt; dann werden beide Rollen bis zu dem vorherbestimmten Rollenabstand vorgeschoben und die Reizung vorgenommen. Bei dieser Anordnung tritt mit großer Regelmäßigkeit nur gegenseitige Verstärkung beider Reizungen ein. Die gegenseitige Hemmung zweier den Nerven des Schließers treffenden Reizungen beruht auf einer Ermüdung durch Steigerung der Reizfrequenz.

Wie steht es nun mit der Hemmung der direkten Muskelreizung? Biedermann gibt an, daß die direkte Muskelreizung durch Nervenreizung gehemmt werden kann. Ich habe schon bei Besprechung der gleichen Verhältnisse beim Öffnungsmuskel darauf aufmerksam gemacht, daß die sichere Entscheidung dieser Frage beim Schließmuskel auf Schwierigkeiten stößt, da die Intensität der hemmenden Reize nur in engen Grenzen variiert und nur schwache Reize angewandt werden können.

Auch beim Schließmuskel können bei schwacher direkter Reizung die Hemmungserscheinungen beobachtet werden, doch diese beruht, wie man mit höchster Wahrscheinlichkeit sagen kann, wie kein Öffner auf einer Reizung intramuskulärer Nerven, denn einerseits lassen sich die Hemmungen bei Reizung des distalen Muskelendes nicht beobachten, andererseits stößt man vielfach auf Fälle, in denen selbst ein ganz schwacher Muskelreiz durch einen Nervenreiz, der einen zweiten Nervenreiz prompt hemmt, nicht im geringsten beeinflußt wird.

Nach diesen Ergebnissen können wir den Sitz der Hemmung unmöglich in den Muskel verlegen.

Zur weiteren Lokalisierung diente wie beim Öffner auch hier die Reizung bei gleichzeitiger Ausschaltung einer Nervenstrecke durch Elektrotonus. Eine Nervenstrecke wird, wie es schon oben geschildert wurde, durch Elektrotonus so ausgeschaltet, daß weder Öffnung noch Schließung eine sichtbare Erregung des Muskels erkennen lassen. Wirkt auf den Nerven eine Reizung ein, die einen Anfangstetanus hervorruft, so kann derselbe auf einer Ermüdung des Nerven oder des Nervenendorganes beruhen. Sitzt die Ermüdung im Nerven, so muß, wenn die Leitung an einer Zwischenstrecke aufgehoben ist, bei längerer Reizung der Nerv ermüden und nach Wiederherstellung der Leitung und Weitergehen des Reizes, keinerlei Zeichen einer Erregung erkennen lassen. Das ist aber nicht der Fall. Nach Herstellung der Leitung wirkt der Reiz so, als ob er im Moment der Durchgängigkeit der Nervenstrecke begonnen hätte, er ruft einen Anfangstetanus hervor. Der Nerv wird durch diese Reizung nicht ermüdet.

Es kann daher auch die Hemmung des Schließmuskels ihren Sitz nur im Nervenendorgan haben und wir müssen dementsprechend auch den Tonus in das Nervenendorgan lokalisieren.

Es erübrigt nun noch auf die am Schließmuskel auftretenden rhythmischen Erscheinungen näher einzugehen. Dieselben wurden zuerst von Richet [1]) und Schönlein,[2]) dann auch von Biedermann [3]) und Piotrowsky [4]) beobachtet und beschrieben. Aus den diesbezüglichen Ausführungen Biedermann's geht hervor, daß die rhythmischen Kontraktionen kein regelmäßiger Befund sind, und sich nur bei Reizstärken hervorrufen lassen, die zwischen hemmenden und erregenden Reizen liegen. Auch ich habe immer nur in vereinzelten Präparaten die rhythmischen Kontraktionen auftreten sehen.

Wenn auch diese Rhythmenbildung im Leben des Krebses keine Rolle zu spielen scheint, so kann die Analyse dieser Erscheinung an Hand der für den Schließmuskel festgestellten Daten jedenfalls einen Schritt zur Analyse der Rhythmenbildung bedeuten. Wir dürfen uns dabei nur über die Möglichkeit nicht täuschen, daß die

---

[1]) Richet, a. a. O.

[2]) Schönlein, Über rhythmische Kontraktionen quergestreifter Muskeln auf tetanische Reizung. Archiv für Physiologie, S. 369, 1882.

[3]) Biedermann, a. a. O. 1887.

[4]) Piotrowsky, a. a. O.

rhythmischen Vorgänge, wie sie uns verschiedene Formen der lebendigen Substanz zeigen, wie z. B. die pulsierende Vakuole, die rhythmische Kontraktion des kuraresierten, in kalte Salzlösungen getauchten Sartorius, die Rhythmik des Atemzentrums und des Herzens, auf ganz heterogener Grundlage beruhen können.

Von den Hypothesen, die sich mit der Erklärung der auf dauernden Reiz zustande kommenden rhythmischen Vorgänge beschäftigen, wird die von ROSENTHAL [1]) am meisten aufgeführt. Zur Erklärung der rhythmischen Tätigkeit des Atemzentrums nimmt ROSENTHAL [1]) einen Widerstand an, der nur zeitweilig durchbrochen wird. Einen weiteren Ausbau und Verallgemeinerung erfuhr diese Hypothese durch BETHE,[2]) der die Vorstellung ausspricht, daß der Widerstand durch Summation von an sich unwirksamen Reizen rhythmisch überwunden wird. VERWORN [3]) hinwiederum setzt in der Biogenhypothese die Ursache des Rhythmus in nahe Beziehung zum Refraktärstadium. „Damit ein nach außen hin sichtbarer Erfolg eintreten kann, ist es nötig, daß eine bestimmte Anzahl von Biogenmolekülen in der Zeiteinheit zerfällt. Hat der Zerfall stattgefunden, so kann nur eine zweite, äußerlich sichtbare Entladung erwartet werden, wenn während des Refraktärstadiums sich wieder mindestens die gleiche Anzahl von Biogenmolekülen restituiert hat. Das ist bei Fortdauer des Reizes nur möglich, bei nicht zu großer Labilität der Biogenmoleküle. Ist die Labilität sehr groß, so wird der fortbestehende Reiz die Biogenmoleküle schon wieder zum Zerfall bringen, ehe sich eine zu einem äußerlich sichtbaren Erfolg genügende Anzahl restituiert hat. Es wird eine fortwährende Entladung stattfinden, die nach außen hin nicht zum sichtbaren Ausdruck kommt. Ist dagegen die Labilität der Biogenmoleküle geringer, so werden sich trotz des fortdauernd bestehenden Reizes nach einer Entladung eine größere Anzahl von ihnen wieder restituieren können, ohne sogleich zu zerfallen. Erst wenn ihre Anzahl eine bestimmte Größe erreicht hat, wird wieder ein Zerfall eintreten, der nun wieder eine solche Anzahl ergreift, daß eine nach außen hin sichtbare Wirkung entsteht.“

---

[1]) ROSENTHAL, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus. Berlin 1862. Bemerkungen über die Tätigkeit der automatischen Nervencentra, insbesondere über die Atembewegungen. Erlangen 1875.

[2]) BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, S. 408, Leipzig 1903.

[3]) VERWORN, Die Biogenhypothese, S. 108. Jena 1903.

Wenn auch diese Erklärung hier vollkommen anwendbar erscheint, so soll doch auf eine weitere Möglichkeit der Erklärung der rhythmischen Erscheinungen hingewiesen werden. Bevor dies geschieht, möchte ich kurz auf das Tatsächliche, was uns über die Rhythmenbildung am Schließmuskel bekannt ist, eingehen.

Die rhythmischen Kontraktionen treten nur bei Reizstärken auf, die zwischen jenen liegen, die bloß Anfangstetanus hervorrufen und jenen, die eine tetanische Kontraktion veranlassen. Dies Reizintervall, innerhalb dessen der Schließmuskel rhythmisch reagiert, ist in den meisten Fällen eng begrenzt, es bewegt sich gewöhnlich in einem Intervall von 5 mm, doch kommen gelegentlich auch größere Intervalle zur Beobachtung.

Die Folge davon ist, daß Untersuchungen über den Einfluß der Reizintensität auf die Frequenz der rhythmischen Kontraktionen nur schwierig auszuführen sind. Gewöhnlich läßt sich bei Änderung der Reizintensität ein bestimmter Einfluß auf die Frequenz nicht feststellen, in einzelnen Fällen erscheint bei größerer Reizintensität die Frequenz erhöht, in anderen Fällen erniedrigt. Der Übergang von Reizen, die bloß Anfangszuckung und denen, die Rhythmus hervorrufen, kann man bei vorsichtigem Abstufen der Reize auch Intensitäten feststellen, die nur 2 oder 3 Zuckungen auslösen, nach welchen die bewegliche Branche der Schere in die Ruhelage zurückkehrt und die Reizung gleich wie nach dem Ablauf der Anfangstetani unwirksam erscheint. Die Untersuchung über den Einfluß der Reizintensität wird noch dadurch erschwert, daß selbst bei gleichbleibender Reizintensität die andauernde Reizung in gleicher Weise wie das allmähliche Absterben des vom Tierkörper getrennten Schließerpräparates eine Abnahme der Frequenz bewirkt, die sich hauptsächlich darin äußert, daß die Dauer der einzelnen Kontraktionen verlängert wird. Dagegen läßt sich ein deutlicher Einfluß der Reizfrequenz auf die Anzahl der rhythmischen Kontraktionen in dem Sinne feststellen, daß mit zunehmender Frequenz in gewissen Grenzen auch die Frequenz des Rhythmus zunimmt. Auch diese Untersuchungen beschränken sich nur auf bestimmte Grenzen, denn Frequenz über 25—30 Unterbrechungen in der Sekunde sind bedeutend weniger wirksam, als weniger frequente Reizungen, die Resultate schließen daher sowohl Frequenz als Intensitätsänderung des Reizes ein und ihre Deutung wird schwierig. Kurve 32, Taf. 12, zeigt einen Versuch, bei welchem bei gleichbleibendem Rollenabstand mittels des Foucault'schen Unterbrechers Reize von 6 und 15 Unterbrechungen in der Sekunde auf den Nerven einwirkten.

Die auf dauernden Reiz hin auftretenden rhythmischen Kontraktionen gewinnen aber noch deshalb besondere Bedeutung, da sie in einer Reihe von Erscheinungen weitgehendste Analogie mit der rhythmischen Herztätigkeit aufweisen. Wenn wir die Kurven 28, 29, 30, 31, 32, Taf. 12, betrachten, so sehen wir, daß die einzelnen Kontraktionen sich nicht von der Abszisse erheben, sondern eine gewisse Verkürzung bestehen bleibt. Diese Verkürzung sowie die einzelnen Kontraktionen selbst unterliegen der Wirkung einer zweiten Reizung, indem sie durch dieselbe verstärkt oder gehemmt werden können. Es wurde oben schon gezeigt, daß zwei schwache, an sich gut wirksame, den Schließernerven treffende Reizungen sich gegenseitig hemmen oder verstärken können. In der Biedermann'schen Arbeit ist eine Reihe solcher Kurven abgebildet, und Kurve 38, Taf. 12, unserer Arbeit zeigt gleichfalls einen solchen Versuch. Die Wirkung der zweiten Reizung kann auf die rhythmischen Kontraktionen in verschiedenster Weise sich äußern. Es kann zur vollkommenen Hemmung der rhythmischen Kontraktionen und der Verkürzung oder bloß zur Verkleinerung beider kommen. Die zweite Reizung kann aber auch eine Höhen- und Frequenzzunahme der einzelnen Kontraktionen bewirken. Es hängt dies offenbar mit der angewandten Reizfrequenz und Reizintensität zusammen; Bestimmtes kann ich allerdings, da mir vorderhand nur wenige orientierende Versuche zur Verfügung stehen, noch nicht aussagen. Noch in einem weiteren Punkt tritt die Analogie mit dem Herzen hervor. Es zeigt sich nämlich, daß der Schließmuskel in der Zeit zwischen zwei Kontraktionen für einzelne an sich wirksame Reize refraktär ist. Der Schließmuskel zeigt uns hier eine dritte Art von Refraktärstadium, es ist gleichfalls relativ, entwickelt sich immer erst nach einer Reihe von Reizen.

Wenn wir nun an den Versuch herangehen, die Rhythmenbildung zu erklären, so erscheint es ohne weiteres einleuchtend, daß beim Zustandekommen der einzelnen Kontraktionen die relative Ermüdung durch schwache Reizung mitwirkend ist. Die Reizung ist nun schon so stark, daß ein vollständiges Absinken der Kurve zur Abszisse nicht zustande kommt. Als zweiter Faktor beim Zustandekommen des Rhythmus wäre die oben ausführlich behandelte scheinbare Steigerung der Reizschwellenerregbarkeit für faradische Reize im Bereich der Möglichkeit gelegen. Diese Steigerung wird bei länger dauernder Reizung natürlich nur bis zu gewissen Grenzen immer stärker und kann selbst 50 mm R. A. des Induktoriums übersteigen.

Am anschaulichsten können die Verhältnisse durch Besprechung der Rhythmenbildung dargestellt werden, wie sie bei Anwendung verschiedener Reizintensitäten auftritt. Fig. 2 soll die allmähliche Entwicklung der Rhythmen bei zunehmender Reizintensität aus den Anfangstetanis und ihren Übergang in die mit der Reizung andauernde Erregung schematisch wiedergeben. Wenn ein gut erregbares Schließerpräparat von der Reizschwelle an mit faradischen Reizen geprüft wird, so erhalten wir mit zunehmender Reizintensität Anfangstetani von zunehmender Dauer und Höhe. Endlich bekommen wir zweizackige Anfangstetani, wie sie uns Kurve 3 in Fig. 2 zeigt. Es kommt zum Absinken der ersten Kontraktion, bevor sie jedoch zur Abszisse zurückkehrt, kommt es zum neuerlichen Anstieg. Dieser

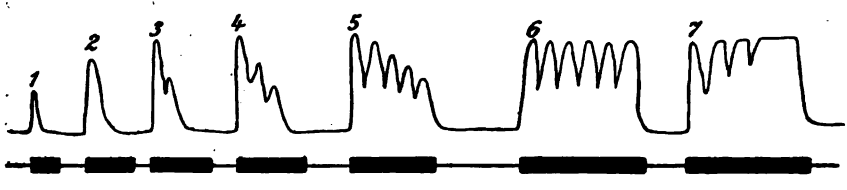


Fig. 2.

zweite Anstieg kann nun seine Ursache in der auf Dehnung der Erregungswellen beruhenden Steigerung der Erregbarkeit haben, eine Steigerung, die jedoch für diese Reizstärke keinen Bestand hat, denn ihr wirkt die Abnahme der Erregungswellen im Nervenendorgan entgegen, die Kurve kehrt zur Abszisse zurück. Auf gleicher Grundlage beruhend können wir uns eine drei- oder auch mehrzackige Kurve zustandekommend vorstellen. Bevor die Kurve das zweite Mal zur Abszisse absinkt, erfahren die Erregungsvorgänge im weniger ermüdbaren Muskel eine so starke Dehnung, daß die scheinbare Steigerung der Erregbarkeit wieder zum Durchbruch kommt. Ich möchte hier nochmals auf die gewaltige, scheinbare Erregbarkeitssteigerung hinweisen, wie sie in den Kurven 36 und 37 zum Ausdruck kommt. Werden nun noch stärkere Reize angewendet, so kehrt die bewegliche Branche überhaupt nicht mehr in die Ruhelage zurück, im Gegenteil, es macht sich bei fortgehender Reizung ein allmählicher Übergang zur dauernd tetanischen Erregung geltend. Die einzelnen Kontraktionen kehren immer weniger zur Abszisse zurück; es ist immer eine größere Zahl von Reizen notwendig, bis neuerliche Ermüdung eintritt. Kurve 31, Taf. 12, gibt ein anschauliches Bild von diesen Verhältnissen. Es tritt auch die Dehnung der einzelnen Kontraktionen deutlich hervor.

Eine ähnliche wie die hier ausgesprochene Annahme kommt auch bei BETHE zum Ausdruck, der sich die Summation von Reizen beim Zustandekommen der rhythmischen Bewegungen beteiligt denkt. Die außerordentliche Summationsfähigkeit kommt in der „Treppen"-bildung sowohl am Herzen als auch an den randkörperlosen Medusen in ausgezeichneter Weise zum Ausdruck. Inwieweit aber die auf dauernden Reiz auftretende Rhythmik von Herz, Meduse und Schließmuskel auf gleicher, wenn auch quantitativ verschiedener Grundlage beruht, muß erst durch eingehende Untersuchungen festgestellt werden. Am Schließmuskel können wir uns den Rhythmus nur an zwei funktionell verschiedenen Gebilden (Muskel und Nervenende) sich abspielend denken.

Schließlich wäre noch der Reaktion der Krebsschere bei Reizung des Nerven durch den konstanten Strom zu gedenken. Für die tonuslosen Muskeln hat BIEDERMANN festgestellt, daß sie dem polaren Erregungsgesetz folgen. Bei tonischen Muskeln zeigt sich vollkommener Antagonismus bei Anwendung verschiedener Reizstärken, dabei wirkt der konstante Strom während der Schließungsdauer erregend, so daß die Schließung eines starken konstanten Stromes in ihrer Wirkung einer stärkeren faradischen Reizung, Schließung eines schwächeren Stromes einer schwachen faradischen Reizung gleichzusetzen wäre. Diese andauernde Erregung durch den konstanten Strom scheint für die verschiedensten Formen der lebendigen Substanz Geltung zu haben, nur kommt sie bei schneller reagierenden Organen erst zum Ausdruck, wenn durch irgend eine Beeinflussung die Lebensvorgänge verlangsamt werden. Auf dieser Grundlage mag die gewaltige Erregbarkeitssteigerung für Reizung mit dem konstanten Strom beruhen, die das abgekühlte Nervmuskelpräparat vom Kaltblüter aufweist (E. HERING).

Die den Schließmuskel betreffenden Ergebnisse könnten wir nun wie folgt zusammenfassen.

Die Hemmung des Schließerpräparates beruht auf einer relativen Ermüdung des Nervenendorgans für schwache Reize. Die Ermüdbarkeit für stärkere Reize ist geringer. Anders ausgedrückt, das Schließerpräparat weist ein Refraktärstadium auf, das für schwache Reize lang, für starke Reize kurz ist, es bewegt sich je nach der Reizintensität zwischen Werten von 0,25 bis 0,06". Wir könnten das lange Refraktärstadium nach schwachen Reizen als „relatives" dem Refraktär-

stadium nach starken Reizen, dem „absoluten“ entgegensetzen.

Das Schließerpräparat weist aber bei Anwendung von Reizstärken, die rhythmische Kontraktionen hervorrufen, noch eine dritte Art von Refraktärstadium auf, das sich immer erst nach einer Reihe von Reizen entwickelt und gleichfalls relativ ist.

Vom Tonus des Schließmuskels gilt das über den Tonus des Öffners Gesagte.

Die Intensität der Hemmung des Schließmuskeltonus nimmt bis zu gewissen Grenzen mit zunehmender Reizintensität zu, läßt aber gleichzeitig eine deutliche Verzögerung des Hemmungseintrittes erkennen (Zunahme der Latenzzeit der Hemmung mit zunehmender Reizintensität). Beim Öffnungsmuskel nimmt dagegen mit zunehmender Reizintensität die Latenzzeit der Hemmung ab.

Es kommt am Schließerpräparat zur Erscheinung der „Summation“ und „Bahnung von Reizen. Die Grundlagen beider Erscheinungen sind jedoch nicht die gleichen. Die „Summation“ kann sich am Nervenende allein abspielen und ist abhängig von Reizintensität und Reizfrequenz. Sind die Reize untermaximal oder liegen sie unterhalb einer gewissen Frequenz, so können sie sich in ihrer Wirkung summieren. Wird aber durch Hinzufügen einer zweiten Reizung die Reizung so frequent, daß die Erholungszeit nach jedem Reiz länger dauert als das Reizintervall, so tritt Hemmung ein. Beim Zustandekommen der Bahnung, wie sie uns in der scheinbaren Steigerung der „Reizschwellenerregbarkeit“ nach stärkerer Reizung entgegentritt, ist außer dem Nervenende noch der Muskel beteiligt, der weniger ermüdbar ist als das Nervenende und dadurch die auf eine Reizung folgende Dehnung der Erregungsvorgänge deutlicher hervortreten läßt. Diese Art der Bahnung ist scharf von der am Öffnerpräparat auftretenden zu trennen. Beim Öffner kommt es dadurch zur Bahnung, daß durch eine starke Reizung ein vorher hemmender Reiz zu einem erregenden wird. Von einer wirklichen Steigerung der Erregbarkeit kann hier nicht die Rede sein. Mit dieser scheinbar bahnenden Wirkung von Reizen zum Teil auch mit dem Verschwinden und Auftreten von Tonus nach einer Reizung steht in naher Beziehung die Veränderlichkeit der Reizschwelle, wie sie bei den Krebsmuskeln so häufig zur Beobachtung kommt.

Zusammenfassung.

Indem wir nun zur Analyse der an der Krebsschere auftretenden Hemmungen gelangt sind, müssen wir ihr Verhältnis zum anatomisch-histologischen Befund der Doppelinnervation prüfen. Es wäre doch immerhin möglich, daß entsprechend den anfangs erwähnten BIEDERMANN'schen Ausführungen jeder Muskel von zwei Faserarten versorgt wird, die so harmonisch gegeneinander abgestimmt sind, wie die Nerven des Öffners und Schließers. Indessen gegen eine derartige Annahme lassen sich eine Reihe von Argumenten anführen. Vor allem läßt sich die Gesamtheit der Erscheinungen unter Zugrundelegung von nur einer Faserart in einfacher Weise verstehen, dann stößt sie bei näherem Eingehen in die Verhältnisse auf große Schwierigkeiten; es zeigt sich nämlich, daß die gegenseitige Abstimmung von Schließer und Öffner keineswegs eine so ausgezeichnete ist, wie man vielleicht meinen könnte. Schon BIEDERMANN hat auf das Auftreten einer „neutralen Zone“ hingewiesen, die ab und zu zur Beobachtung kommt, wenn bei Reizung des Scherennerven beide Muskeln getrennt registriert werden. Bei allmählicher Verstärkung des Reizes kommt in einzelnen Fällen eine Zone von Reizstärken zur Beobachtung, in der die Reize auf die Muskeln nicht einwirken. Es sind die Reize schon so stark, daß sie auf den Öffner hemmend wirken, den Schließer jedoch noch nicht erregen. Die gleiche Erscheinung kann auch an der intakten Krebsschere zur Beobachtung kommen, wenn die Reize vorsichtig verstärkt werden. Zuerst erfolgt Öffnung der Schere, dann halten sich scheinbar Öffner und Schließer die Wage. Die Schere bleibt in Mittelstellung stehen und erst bei weitergehender Zunahme der Reizstärke tritt Scherenschluß ein. Das Auftreten der „neutralen Zone“ läßt sich nun in Zusammenhang mit der angewendeten Reizfrequenz bringen und steht wie die Wirkung verschiedener Reizfrequenzen in Abhängigkeit vom Zustand und Erregbarkeitsgrad des Präparates. Durch Steigerung der Reizfrequenz kann die „neutrale Zone“ mit großer Regelmäßigkeit erhalten werden, die höhere Frequenz veranlaßt, daß eine Reizstärke, die auf den Öffner eben noch erregend, auf den Schließer hemmend gewirkt hat, jetzt auch auf den Öffner hemmend wirkt, gleichzeitig kann der Reiz noch sichtlich verstärkt werden, bevor Erregung des Schließers eintritt, denn durch Steigerung der Frequenz wird beim Schließmuskel die Grenze der hemmenden Reize gegen die starken Reize hin verschoben. Während wir also sehen, daß die Abstimmung der beiden

Nerven keine unbedingt harmonische ist, sondern vielmehr die „neutrale Zone“ durch Steigerung der Frequenz mit großer Regelmäßigkeit dargestellt werden kann, so läßt sich bei den einzelnen Nerven selbst bei Anwendung der verschiedensten Frequenzen ein kontinuierlicher Übergang von erregenden zu hemmenden Reizen zur Darstellung bringen; eine Tatsache, die wohl nur unter Zugrundelegung eines einzigen Nervenendes verständlich wird. Auch gelingt es, unter geeigneten Bedingungen am gewöhnlichen Nervmuskelpräparat (Ischiadicus, Gastrocnemius), an dem die Doppelinnervation bisher nicht nachgewiesen werden konnte, die gleichen Erscheinungen zu erhalten. Das Nervmuskelpräparat weist in gleicher Weise wie der Schließmuskel Ermüdbarkeit in der Nähe der Reizschwelle auf, es besitzt die Fähigkeit, bei faradischer Reizung mit einer Art Rhythmus zu reagieren (Transformation höherer Reizfrequenzen in niedrigere) usf. Bei stärkeren Reizen treten die gleichen Hemmungserscheinungen auf, wie sie der Öffnungsmuskel der Krebsschere aufweist.

Wie ist nun die Funktion der zweiten Faserart aufzufassen? Die anatomischen Verhältnisse scheinen darauf Antwort zu geben. Wir sehen die beiden Faserarten an zwei verschiedenen Stellen das Bauchganglion verlassen (Haeckel)[1]) und es erweckt diese Tatsache in uns die Annahme, daß wir in der zweiten Faserart sensible Nerven vor uns haben. Diese Annahme könnte eventuell dadurch gestützt werden, daß ein Organ, das soviel tonisch reagiert wie die Krebsschere, unbedingt über eine reiche, sensible Innervation verfügen muß, die die Tätigkeit des Muskels auf reflektorischem Wege reguliert. Dagegen könnten jedoch zwei gewichtige Argumente ins Feld geführt werden, erstens die Endigungsweise der zweiten Faserart, die vollkommen der eines motorischen Nerven entspricht und zweitens das Vorhandensein von anderen histologisch nachweisbaren Nervenfasern, die offenbar der sensiblen Regulation dienen. Es kann uns also auch diese Erklärung der Doppelinnervation keine vollkommene Befriedigung gewähren. Ich möchte daher noch einen weiteren Erklärungsversuch anführen, der mir nach dem gegenwärtigen Stand der Dinge am zutreffendsten erscheint. Nach diesem könnten beide Faserarten zentrifugale Nerven sein, sie würden aber an einer ihnen gemeinsamen „Synapse“ oder „rezeptiven Substanz“ angreifen, die dann an die

[1]) Haeckel, De telis quibusdam Astaci fluviatilis. Dissertatio inaug. histologica, die VII. m. Martii a. 1857. Berolini T. G. Schade. — Über die Gewebe des Flußkrebses. Müller's Archiv, S. 469, 1857.

Stelle des von uns als Sitz der Hemmung angenommenen Nervenendes treten würde. Es würden dann die Fasern, von verschiedenen Ganglienzellen kommend, dem Muskel stärkere und schwächere Impulse zuleiten und einmal Erregung, das andere Mal Hemmung der Muskeltätigkeit vermitteln. Ein derartiges Verhalten würde keineswegs isoliert dastehen, es ist vielmehr von H. E. HERING [1]) für einzelne zentrale Hemmungen direkt postuliert worden. Der Fall, für den dies besonders zutrifft, ist die Antagonistenhemmung. Aus den Untersuchungen über Antagonistenhemmung geht hervor, daß die motorischen Zentren der Flexoren und Extensoren je eine direkte reflektorische Verbindung haben, durch die sie erregt werden, daß zu beiden Zentren aber auch intrazentrale Fasern gehen, zum Flexorzentrum vom Reflexbogen der Extensoren, zum Extensorenzentrum vom Reflexbogen der Flexoren, die die Funktion haben, die von ihnen innervierten Zentren zu hemmen. Hier haben wir die Doppelinnervation motorischer Zentren, die wir uns bei der Krebsschere gleichwie die Hemmung selbst nur nach der Peripherie hinaus projiziert denken müssen.

Ergebnisse.

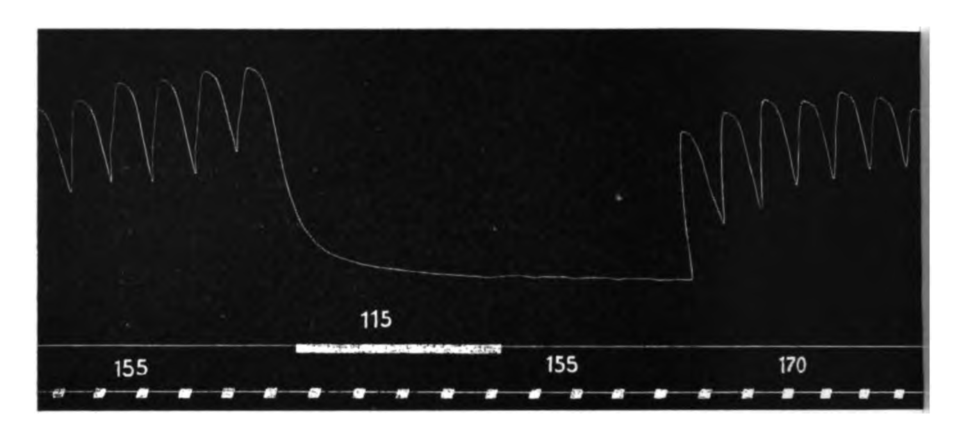
Als Hauptergebnis vorliegender Untersuchungen ist die Feststellung zu betrachten, daß die an der Krebsschere auftretenden Hemmungen auf einer Ermüdung des Nervenendorgans beruhen.

Es frägt sich nun, wie wir uns die verschiedenen Reaktionen des Schließers und des Öffners gegenüber verschiedenen Reizstärken vorzustellen haben. Wenn zur Beantwortung dieser Frage die Verhältnisse am Nervmuskelpräparat herangezogen werden, so ist ersichtlich, daß an diesem je nach seiner Erregbarkeit beide Arten der Hemmung dargestellt werden können. Das gut erregbare Präparat zeigt die Ermüdbarkeit für Reizschwellenreize, das durch Narkose oder Ermüdung geschädigte Präparat mit niedriger Erregbarkeit zeigt die Ermüdbarkeit für starke Reize. Da wir in der jeweiligen Reizschwellenerregbarkeit einen guten Indikator für die Geschwindigkeit und Intensität der Lebensvorgänge haben — die Versuche mit Nervnarkose [2]) haben diese Verhältnisse aufs deutlichste gezeigt —,

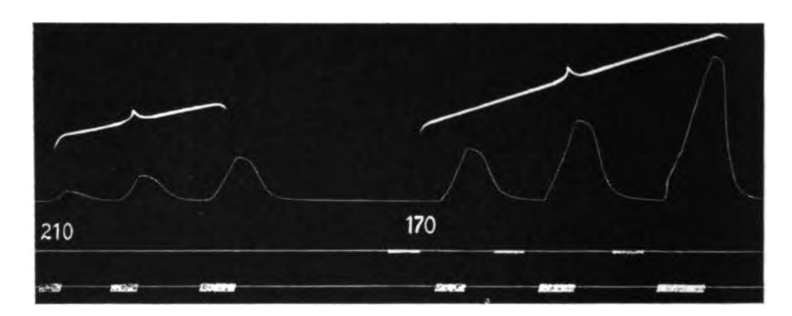
[1]) H. E. HERING, Die intrazentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur. Ergebnisse der Physiologie, Bd. I, 2, p. 533, 1902.

[2]) BORUTTAU und FRÖHLICH, Elektropathologische Untersuchungen. PFLÜGER's Archiv, Bd. 105, S. 444, 1904.

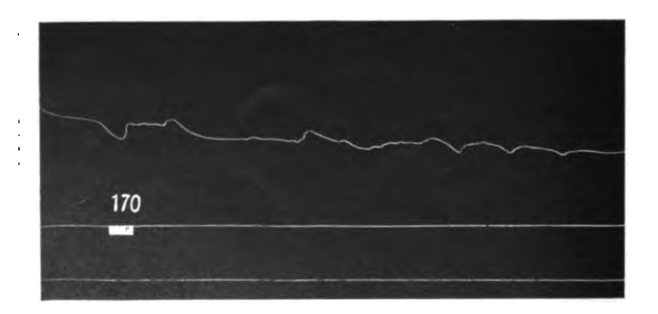
so können wir ruhig zur Annahme schreiten, daß die Verschiedenheit der Hemmungen bei den beiden Muskeln mit einem verschieden schnellen Ablauf des Erregungsvorganges an den Übergangsstellen von Nerv zu Muskel zusammenhängt. Dies tritt auch dadurch deutlich hervor, daß an geschädigten Schließerpräparaten mit der Verlangsamung des Lebensvorganges auch der Hemmungsmechanismus des Öffners zutage tritt.



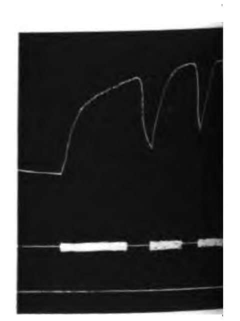
Kurve 1.



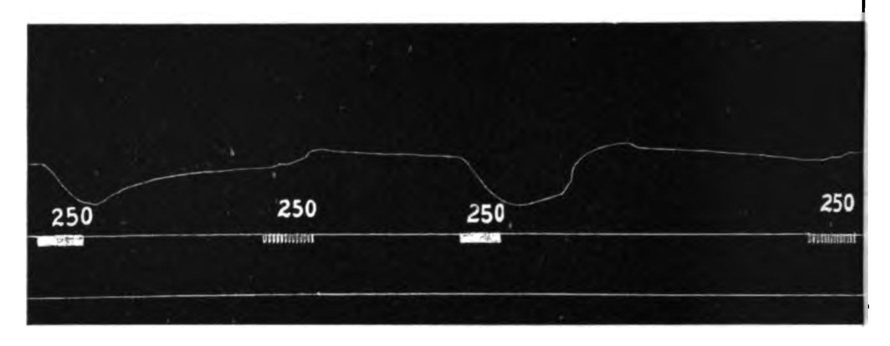
Kurve 6.



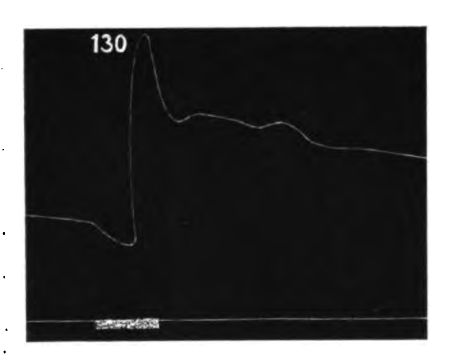
Kurve 11.



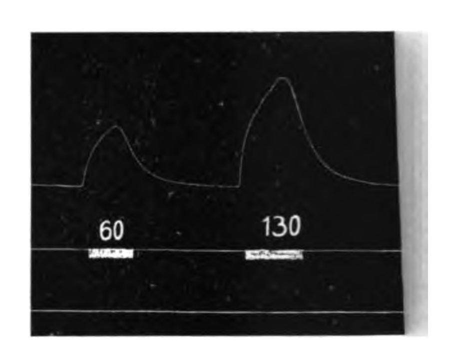
Kurve 12.



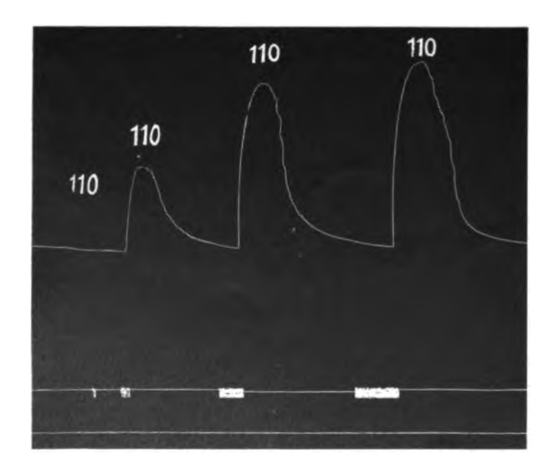
Kurve 16.



Kurve 19.



Kurve 20.



Kurve 24.

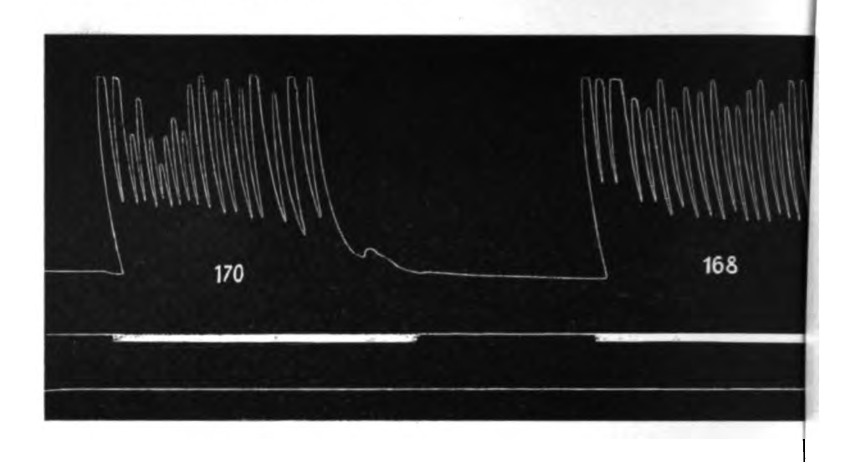


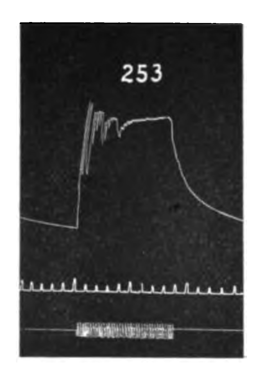
Kurv

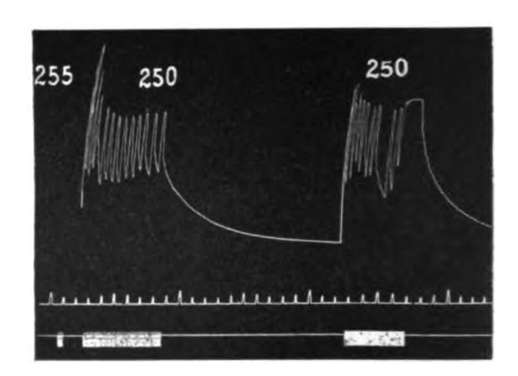
Fröhlich, Die Analyse der Hemmungen.



/2

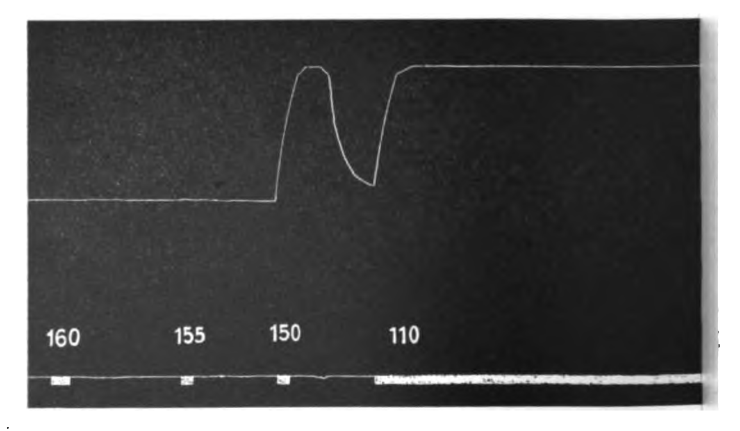






Kurve 31.

Kurve 32.



Kurve 36.

Tafelerklärung.

Tafel 10—12.

Kurve 1 zeigt die Hemmung einer rhythmischen, faradischen, den Nerven des Öffners treffende Reizung durch eine zweite Reizung. Die Hemmung überdauert die Wirkung der zweiten Reizung, indem die rhythmische Reizung nur angedeutet ist; sie wird sofort wirksam, wie sie abgeschwächt wird. Nach einiger Zeit ist auch die frühere Reizintensität wieder wirksam.

Kurve 2, 3 und 4 stammen vom gleichen Präparat.

Kurve 2 zeigt, daß die durch rhythmische, faradische, direkte Reizung des Öffnermuskels hervorgerufenen Tetani um so höher sind, je tiefer ihr Fußpunkt liegt. Das untere Reizsignal gibt die Dauer der direkten Reizung an.

Kurve 3 und 4 zeigen, daß die Hemmung der starken, direkten Muskelreizung des Öffners durch einen Nervenreiz nicht die einzelnen Tetani betrifft, sondern nur auf die sich an sie anschließende tonische Nachwirkung Wirkung hat.

Kurve 5 zeigt, daß die direkte Muskelreizung des Öffners (untere Reizschreibelinie) durch die Nervenreizung (obere Linie) nicht beeinflußt wird. Die hemmende Wirkung äußert sich erst im Moment des Aufhörens der direkten Reizung auf die tonische Nachwirkung.

Kurve 6 zeigt das Anwachsen der Tetanushöhe des Öffners bei rhythmischer, faradischer Reizung und die Begünstigung dieses Anwachsens durch Einschaltung von hemmenden, an sich unwirksam erscheinenden Reizungen.

Kurve 7 zeigt das Höherwerden der rhythmischen, tetanischen Kontraktionen des Öffners nach einer hemmenden Reizung.

Kurve 8 zeigt, wie bei Aplizierung von Reizstärken, die zwischen den erregenden und hemmenden liegen, das Öffnerpräparat mit einem Anfangstetanus reagieren kann, der in Hemmung übergeht.

Kurve 9 zeigt, daß die nach Reizung auftretende tonische Nachwirkung des Öffners nach schwächeren Reizen stärker ist als nach stärkeren Reizen.

Kurve 10 zeigt Hemmung des Tonus des Öffnungsmuskels durch einen starken Reiz und daran anschließend den unregelmäßigen Verlauf des wiederauftretenden Tonus.

Kurve 11 zeigt die gleiche Erscheinung wie Kurve 10 am Schließmuskel.

Kurve 12 zeigt das Verhalten des etwas ermüdeten Schließerpräparates gegenüber unterbrochener faradischer Reizung; der Anstieg der Tetanie wird steiler, die erreichte Höhe ist eine bedeutendere.

Kurve 13, 14 und 15 zeigen, wie der Anstieg der Tetani des Öffnungsmuskels bei zunehmender Reizstärke weniger steil wird und die Höhe abnimmt; ferner ist aus den Kurven der allmähliche Übergang von erregenden Reizungen in hemmende (hier unwirksam erscheinende) zu sehen.

Kurve 16 stammt von einem schwach tonischen Schließer; die gleiche Reizstärke ruft bei 25 Unterbrechungen in der Sekunde Hemmung, bei 6 Unterbrechungen Verstärkung des Tonus hervor.

In Kurve 17 sehen wir die weniger frequente Reizung (7 Unterbrechungen in der Sekunde) einen stärkeren Effekt auf den tonuslosen Schließer hervorbringen als die frequentere Reizung (30 Unterbrechungen).

Kurve 18 zeigt das umgekehrte Verhalten wie in Kurve 17. Hier ist die frequentere Reizung wirksamer als die weniger frequente Reizung. Es liegt hier ein durch längere Reizung geschädigter Schließer vor, der die Fähigkeit, in der Nähe der Reizschwelle zu ermüden, eingebüßt hat.

Kurve 19 zeigt, daß bei schlechter erregbaren Präparaten des Öffnungsmuskels zwischen den erregenden und hemmenden Reizen eine Reizstärke gefunden werden kann, die zuerst Hemmung und dann Erregung hervorruft.

Kurve 20 zeigt, daß bei Anwendung starker Reizung auf das durch längere Reizung geschädigte Schließerpräparat, dieselbe weniger wirksam erscheinen kann als schwächere Reizung.

Kurve 21 zeigt, daß der Hemmung des Schließers eine einem Anfangstetanus entsprechende Erregung vorausgehen kann.

Kurve 22 zeigt, daß zwischen den erregenden und hemmenden Reizen Reizstärken vorhanden sind, bei welchen das Schließerpräparat nicht mit dauerndem, sondern mit einem durch einzelne unvollkommene Erschlaffungen unterbrochenen Tetanus reagiert.

Kurve 23 zeigt den allmählichen Übergang von unwirksamen Reizen und solchen, die bloß Anfangstetanus hervorrufen, zu solchen, die dauernden Tetanus des Schließers veranlassen. Mit wachsender Reizstärke nimmt die Dauer und die Höhe der Anfangstetani zu.

Kurve 24 zeigt, daß die tonische Nachwirkung, die nach Beendigung einer starken Reizung des Öffnerpräparates auftritt, in ihrer Dauer und Intensität abhängt von der Dauer des Reizes.

Kurve 25 zeigt, daß das Auftreten tonischer Erregung nach starker Reizung des Öffnerpräparates durch Abschwächen des Reizes auf Intensitäten, die keinen Tonus nach sich ziehen, verhindert werden kann.

Kurve 26 zeigt, wie sich zwei an sich wirksame, den Schließernerven treffende, schwache Reizungen gegenseitig hemmen können.

Kurve 27 zeigt den von unregelmäßigen Kontraktionen und Erschlaffungen unterbrochenen Verlauf der tonischen Erregung eines Schließmuskels.

Kurve 31 zeigt den Übergang der auf schwache, faradische Reizung (4 Unterbrechungen in der Sekunde) auftretenden rhythmischen Kontraktionen des Schließers in dauernden Tetanus. Die Wirkung der einzelnen Reize ist deutlich zu sehen. Nach dem ersten Absinken fällt ein Reiz aus, nach dem zweiten zwei, nach dem dritten drei; es nimmt die Zahl der Reizungen zu, nach denen das Absinken eintritt. Die allmähliche Dehnung des absteigenden Schenkels jeder Reizkurve ist deutlich.

Kurve 32 gibt ein Beispiel von der Abhängigkeit der Frequenz der rhythmischen Kontraktionen des Schließers von der Reizfrequenz (6 und 15 Unterbrechungen in der Sekunde).

Kurve 33 zeigt für den Schließmuskel, daß das Auftreten der Anfangstetani bei gleicher Reizfrequenz von der Intensität des Reizes abhängig ist (3 Unterbrechungen in der Sekunde). Der R. A. von 255 mm ist unwirksam, 250 mm bewirken unvollkommenen Tetanus, 253 mm Anfangstetanus.

Kurve 34 zeigt für den Schließmuskel, daß das Auftreten von Anfangstetanus bei gleichbleibender Reizintensität von der Reizfrequenz abhängig ist. 15 Unterbrechungen rufen Anfangstetanus hervor, der niedriger ist als bei 13 Unterbrechungen. 6 Unterbrechungen rufen unvollkommenen Tetanus hervor.

Kurve 35 zeigt für den Schließer die Abhängigkeit der Anfangstetani von der Reizfrequenz. Anwendung fanden 10, 2 und 15 Unterbrechungen in der Sekunde.

Kurve 28, 29 und 30 zeigen verschiedene Formen der beim Schließmuskel bei dauernder faradischer Reizung auftretenden rhythmischen Kontraktionen oder Andeutungen von solchen.

Kurve 36 gibt ein Beispiel von der Steigerung der Reizschwellenerregbarkeit für faradische Reizung, wie sie nach einer stärkeren faradischen Reizung auftritt. Die Reizung von 160 mm R. A. hat anfänglich keine Wirkung, wird aber während der sich an die starke Reizung anschließenden Kontraktion wirksam.

Kurve 37 dient als Beispiel für die scheinbare Steigerung der faradischen Reizschwellenerregbarkeit. Der Reiz von 175 mm R. A. ist vor der Reizung mit 130 mm R. A. unwirksam. Während der sich an die Reizung mit 130 mm R. A. anschließenden Kontraktur wird selbst der Reiz von 180 mm schwach wirksam. Der Reiz von 175 mm ruft maximalen Schluß der Schere hervor. Die Tetani werden niedriger mit der Abnahme der Kontraktur.

Über periphere Hemmungen.

Von

Friedrich W. Fröhlich.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

Mit den Tafeln 13—14.

(Der Redaktion zugegangen am 25. Juli 1907.)

I.

Die Frage nach der Leitung spezifischer Hemmungsprozesse von den Zentren zur Peripherie ist wiederholt diskutiert und verneint worden (Verworn,[1] Hering)[2] und doch tauchen immer wieder neue Angaben auf, welche diese Frage in bejahendem Sinne beantworten möchten. Ich meine jene größere Zahl von Untersuchungen, die sich mit der Abhängigkeit der Erregbarkeit des motorischen Nerven von den sensiblen Wurzeln bzw. von Reflexvorgängen beschäftigen und zeigen, daß die Erregbarkeit des peripheren Nerven durch reflektorische Erregungen vermindert werden kann. Sie haben daher zum großen Teil zur Annahme spezifischer Hemmungsvorgänge oder spezifischer Hemmungsnerven im peripheren Nerven geführt. Es soll auf die ziemlich umfangreiche Literatur hier nicht näher eingegangen werden, da dies in ausführlicher Weise in den Publikationen H. E. Hering's[2]) und Bethe's[3]) geschehen ist. Bethe[3]) weist auf die

[1]) Verworn, Zur Physiologie der nervösen Hemmungserscheinungen. Archiv für Physiologie, 1900, S. 105.

[2]) H. E. Hering, Die intrazentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur. Sammelreferat in den Ergebnissen der Physiologie, 1. Jahrgang, Bd. I, 2 Biophysik, S. 52, 1902.

[3]) Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems, Leipzig 1903, S. 382.

Übereinstimmung der für das Vorhandensein einer peripheren Hemmung sprechenden Resultate der verschiedenen, namentlich aber der italienischen Autoren hin und betont, daß diese Resultate gerade wegen ihrer Übereinstimmung nicht kurzweg zurückgewiesen werden dürfen. Auf Bethe's Veranlassung hat dann Jäderholm [1]) die betreffenden Angaben einer experimentellen Nachprüfung unterzogen und kommt bei der Zusammenfassung seiner Ergebnisse sub 3 zu folgendem Schluss:

„Die beschriebenen Phänomene zeigen, daß nicht alle Hemmungen intrazentral verlaufen. Zu deren Erklärung sind entweder verschiedenartige Nervenprozesse oder ein Unterschied zwischen hemmenden und erregenden Fasern in den Muskelnerven anzunehmen."

Auf diese Schlußfolgerung Jäderholm's nimmt eine jüngst erschienene Untersuchung von Nikolaides und Dontas [2]) Bezug, die sich gleichfalls mit den peripheren Hemmungen beschäftigt und für das Vorhandensein derselben im peripheren Nerven eintritt. Da die Versuchsresultate letzterer Autoren zum Teil auf einer anderen Grundlage beruhen als die von Jäderholm, so sollen sie eine gesonderte Betrachtung erfahren.

Die Einsichtnahme in die der Jäderholm'schen Arbeit beigegebenen Kurven zeigt u. a, daß in der weitaus größeren Zahl nicht etwa, wie es zu erwarten stand, die reflektorische Reizung eine mit Verkleinerung des peripheren Reizerfolges einhergehende Abnahme des Tonus zur Folge hatte, sondern daß vielmehr gleichzeitig eine Zunahme des Tonus zu beobachten war. Würden wir nun tatsächlich die Verkleinerung des peripheren Reizerfolges auf Leitung eines Hemmungsvorganges zurückführen, so würde die damit einhergehende Steigerung des Tonus die sicher komplizierte Annahme einer gleichzeitigen Leitung von Erregungs- und Hemmungsimpulsen nötig machen. Da lag es näher, einmal von den Zentren ganz abzusehen und zu versuchen, ob es nicht möglich wäre, die Gesamtheit der Erscheinungen, wie sie von Jäderholm und den anderen Autoren beschrieben worden sind, am Nervmuskelpräparat darzustellen, einfach durch Nachahmen des Auftretens und Verschwindens der von den Zentren herkommenden Erregungen durch Ein- und Ausschalten einer schwachen tetanisierenden Reizung.

---

[1]) Jäderholm, Untersuchungen über Tonus, Hemmung und Erregbarkeit. Pflüger's Archiv, Bd. 114, S. 248, 1906.

[2]) Nikolaides und Dontas, Hemmende Fasern in den Muskelnerven. Sitzungsberichte der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften, physik.-mathem. Klasse, Bd. XVIII, S. 1, 1907.

Die Frage erschien interessant, da Untersuchungen über den Hemmungsmechanismus der Krebsschere eine einfache Erklärung der beobachteten Tatsachen möglich erscheinen ließ. Der Schließmuskel der Krebsschere wird durch schwachen Reiz gehemmt, durch starken Reiz erregt. Die Hemmung beruht auf einer ausgesprochenen Ermüdbarkeit der Nervenendigungen („rezeptiven Substanz") für schwache Reize.

Ähnliches war auch hier zu erwarten und wäre im Fall der Bestätigung eine Verallgemeinerung der bei der Krebsschere festgestellten Tatsachen und eine weitere Stütze der von VERWORN [1]) ausgesprochenen Annahme gewesen, daß die durch schwachen Reiz ausgelösten zentralen Hemmungen auf einer relativen Ermüdung beruhen.

In der Tat lassen sich am Nervmuskelpräparat sämtliche der in Frage kommenden Erscheinungen beobachten, wenn auch nur ein Teil von ihnen dem erwähnten Erklärungsprinzip zugänglich ist. Für jeden Fall geht aber daraus hervor, daß die Zentren mit diesen Hemmungen nichts zu tun haben.

Als Versuchsobjekt diente das Nervmuskelpräparat von Temporarien. Dasselbe wurde durch eine Feuchtkammer vor dem Vertrocknen geschützt und stand durch einen metallischen Doppelhaken mit dem leichten Schreibhebel in Verbindung. Die Vergrößerung der Kurven war eine achtfache; die direkte Belastung betrug 5 bis 20 g, griff aber so an dem Schreibhebel an, daß eine Schleuderung möglichst vermieden war. Die beiden Platinelektrodenpaare standen mit zwei Induktorien in Verbindung, so daß der Nerv sowohl mit rhythmischen Induktionsschlägen als auch faradisch gereizt werden konnte. Die rhythmische Reizung wirkte in einer Reihe von Versuchen zentral von der tetanisierenden Reizung auf den Nerven ein, in einer anderen Reihe an einer mehr peripher gelegenen Stelle, in wieder anderen Versuchen wirkten beide Reize auf die gleiche Stelle ein, ohne daß dadurch, wie ich hervorheben möchte, eine Verschiedenheit der Resultate zutage trat.

Eine Reihe von Versuchen wurde auch mit einfacher Beobachtung des Nervmuskelpräparates durchgeführt und bei ihnen die rhythmische Reizung durch Bestimmung der Reizschwelle ersetzt.

---

[1]) VERWORN, Die Vorgänge in den Elementen des Nervensystems. VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiologie, 1906, Bd. 6, Sammelreferat, S. 29.

II.

Wird die Reizschwelle eines frisch angefertigten gut erregbaren Nervmuskelpräparates bestimmt und wirkt dann auf den Nerven eine faradische Reizung ein, die eben nicht mehr wirksam ist, so kommt es alsbald zu einer Verminderung der Erregbarkeit, die selbst 30 mm R. A. übersteigen kann und die nach Aufhören der Faradisation schnell wieder verschwindet. Kompliziert wird diese regelmäßig auftretende Erscheinung durch Schwankungen, namentlich durch Ansteigen der Erregbarkeit, wie sie bei herausgeschnittenen Nerven so häufig zur Beobachtung kommen. Am besten wird der Verlauf eines derartigen Versuches durch ein Versuchsprotokoll veranschaulicht.

Zeit in Minuten	Periphere, rhythmische Reizung in mm R. A.	Zentrale, faradische Reizung [1])
0	600	
5	605	
6	590	
7	585	eben unwirksame Reizung
8	580	
9	600	
10	615	
15	620	
16	610	
17	600	eben unwirksame Reizung
18	595	
19	610	
20	625	
21	630	

Wir sehen während jeder faradisierenden Reizung eine ausgesprochene Depression der Erregbarkeit auftreten, die nach Aufhören der Reizung schnell wieder verschwindet. In diesem Versuch wirkt das Ansteigen der Erregbarkeit der erniedrigenden Wirkung der faradischen Reizung entgegen.

[1]) Es wurde die Stärke der faradischen Reizung nicht angegeben, da die bei den Versuchen in Anwendung stehenden Induktorien nicht gleich gebaut waren und ihre Werte daher nicht vergleichbar sind.

Diese im Verlauf einer Tetanisation auftreffende Erregbarkeitsherabsetzung ist um so stärker, je stärker und länger dauernd die Reizung ist; nach einer stärkeren Reizung dauert es aber auch länger, bis die anfängliche Erregbarkeit wieder erreicht wird.

Diese Erregbarkeitsherabsetzung ist aber auch abhängig vom Zustand des Nervmuskelpräparates; sie ist nur an ganz frischen und möglichst wenig geschädigten Präparaten deutlich, während bei Ermüdung oder sonstiger Schädigung die Erregbarkeitsherabsetzung in der Regel nur angedeutet ist, und wenn vorhanden, die Wiederholung längere Zeit in Anspruch nimmt.

Schon durch diese Versuche wird die große Anzahl von verschiedenen Angaben verständlich, die sich mit der Abhängigkeit der Erregbarkeit der motorischen Wurzeln von den sensiblen Wurzeln beschäftigen. Die in der Literatur vorliegenden Angaben erschöpfen sich in allen vorhandenen Möglichkeiten, nach ihnen wird die Erregbarkeit der vorderen Wurzeln durch Reizung bzw. Durchschneidung der hinteren Wurzeln gesteigert, herabgesetzt oder gar nicht beeinflußt. Nun wissen wir, daß Reizung der sensiblen Wurzeln von den verschiedensten Erfolgen begleitet sein kann, einmal tritt reflektorische Erregung, das andere Mal reflektorische Hemmung, wieder ein anderes Mal gar kein Reizerfolg ein. Wird nun durch die Reizung der sensiblen Wurzeln eine kürzer oder länger dauernde reflektorische Erregung zum Muskel geleitet, so wird die Erregbarkeit vermindert, wird durch die Reizung eine zum Muskel gehende Erregung gehemmt, so steigt durch Fortfall dieser Erregung die Erregbarkeit des Nervmuskels usw. Auf diese Weise läßt sich die Unbeständigkeit der betreffenden Angaben verstehen, ohne daß die Annahme von Hemmungsnerven oder der Leitung von spezifischen Hemmungsimpulsen notwendig wäre.

Die entsprechenden Erscheinungen kommen wenn auch weniger deutlich zur Beobachtung, wenn eine stärkere, rhythmische Reizung angewendet und die Zuckungen des Muskels registriert werden. Allerdings sind hier schon ziemlich starke, von der maximalen Reizstärke nur wenig entfernte Reize notwendig, denn bei Anwendung schwächerer Erregungen sind selbst bei peinlichster Reinlichkeit der Quecksilberflächen des zur Stromunterbrechung dienenden Metronoms die erhaltenen Kurven durch verschiedene Zuckungshöhe, durch Ausfall einzelner Zuckungen kompliziert, so daß gegen die Wirkung einer zweiten Reizung immer der Einwand erhoben werden könnte, daß die Veränderungen im Erfolg der rhythmischen Reizung auch ohne Tetanisation zustande gekommen wären.

Bei Anwendung einer an der Reizschwelle liegenden rhythmischen Erregung beobachten wir, daß bei schnellerem Rhythmus nicht jeder Reiz wirksam ist. Es zeigt sich dabei in groben Zügen eine Abhängigkeit von der Reizfrequenz und Reizintensität. Je schwächer die Reize sind und je schneller sie einander folgen, um so mehr Zuckungen fallen aus. In Intervallen von 2—4 Sekunden folgend ist jeder Reizschwellenreiz wirksam in Intervallen von $^1/_4$ Sekunde ist nur etwa jeder dritte oder vierte von einer Zuckung gefolgt. Diese Abhängigkeit der Reaktion von Reizintensität und Frequenz zeigt sich besonders schön an Nervmuskelpräparaten von Sommerfröschen bei tetanischer Reizung. Bei frequenter schwacher Reizung erfolgt Anfangstetanus, der genau wie beim tonuslosen Schließmuskel der Krebsschere bei Zunahme der Intensität an Höhe und Dauer zunimmt. Bei gleichbleibender Intensität und niedriger Frequenz dagegen resultiert ein unvollkommener Tetanus. Auf diese Beobachtungen soll jedoch erst an anderer Stelle näher eingegangen werden.

Lassen wir nun in Nachahmung der oben besprochenen Verhältnisse gleichzeitig mit einer rhythmischen Reizung (60 Unterbrechungen in der Minute), die annähernd gleichhohe Zuckungen hervorruft, eine schwach wirksame faradische Reizung einwirken — von der Wirksamkeit derselben überzeugten wir uns immer kurz vor Beginn und nach Schluß der rhythmischen Reizung — so tritt gleichzeitig mit einer mehr oder minder deutlichen Abhebung der Fußpunkte der einzelnen Zuckungen von der Abszisse eine Erniedrigung oder Ausfallen einzelner Zuckungen auf. Da diese Erniedrigung einerseits bei direkter Reizung des kuraresierten Muskels in der Intensität nicht zur Beobachtung kommt, andererseits dieselbe durch schwache Kurare- oder Strychninvergiftung in ihrem Auftreten begünstigt wird, so hat ihre Lokalisation ins Nervenendorgan große Wahrscheinlichkeit für sich. Diese Wahrscheinlichkeit wird noch dadurch vergrößert, daß von den drei funktionell verschiedenen Gebilden, die das Nervmuskelpräparat zusammensetzen, des Nervenende dasjenige mit der am leichtesten beeinflußbaren Erregbarkeit ist.

Bezüglich des Strychnins hat Verworn [1]) im Weiterausbau der Untersuchungen Poulsson's [2]) gezeigt, daß es eine lähmende Wirkung auf die Nervenendorgane ausübt, die jedoch bei verschiedenen

---

[1]) Verworn, Zur Kenntnis der physiologischen Wirkungen des Strychnins. Archiv für Physiologie 1900, S. 385.

[2]) Poulsson, Über die lähmende Wirkung des Strychnins. Archiv für experimentelle Pathologie und Physiologie 1890, Bd. 26, S. 22.

Froscharten von verschiedener Intensität ist. Bei Eskulenten tritt vollständige Lähmung ein, bei Temperaturen bleibt in der Regel die Erregbarkeit noch bestehen und äußert sich die Lähmung in einer starken Ermüdbarkeit. Schon durch wenige Reize ist die Erregbarkeit verschwunden, kehrt aber nach kurzer Zeit wieder.

Die Stärke der Vergiftung, die für das Zustandekommen der geschilderten Erscheinungen am günstigsten erscheint, läßt sich nur empirisch feststellen. In unseren Versuchen bekamen die Temporarien 1 ccm einer 1 proz. Kurare oder Stychninlösung in den Rückenlymphsack eingespritzt und wurden getötet, wenn die ersten Anzeichen von Lähmung oder Strychninkrämpfen auftraten. Beide Vergiftungen zeigen auch nach Aufhebung der Zirkulation fortschreitende Tendenz.

Die Kurven 4, 5, 8 auf Taf. 13 und die Kurven 9, 10, 11 auf Taf. 14 zeigen einige Versuche mit und ohne Strychninvergiftung. Die Kurven zeigen vollständige Übereinstimmung mit jenen Kurven JÄDERHOLM's, in denen es infolge reflektorischer Reizung zum Ausfall oder Erniedrigung einzelner Zuckungen kommt bei einer mehr oder minder starken Abhebung der Fußpunkte von der Abszisse.

Bei Kurve 4 sehen wir die Wirkung der faradischen Reizung nur durch eine größere und eine kleinere Zacke angedeutet, welche von Unregelmäßigkeiten im Verlauf der schwachen Tetani herrühren. Diese Unregelmäßigkeiten sind es, die diese Untersuchungen recht erschweren. Bei Anwendung etwas stärkerer faradischer Reizungen können sich einzelne Zacken des Tetanus selbst über die Höhe der Einzelzuckungen erheben und dadurch auch leicht zu Täuschungen Anlaß geben.

Diese Unregelmäßigkeiten im Verlauf äußern sich häufig, besonders aber bei leichter Vergiftung der Endorgane in einer Art Rhythmus, der lebhaft an die unter analogen Reizbedingungen auftretenden rhythmischen Kontraktionen des Schließmuskels der Krebsschere erinnert, wie sie von BIEDERMANN [1]) beschrieben worden sind und auch ich sie wiederholt beobachten konnte. Kurve 16 auf Taf. 14 zeigt eine solche Kurve, die aber keineswegs zu den regelmäßigen gehört, die ich beobachten konnte. Die Ursache dieser Art von Rhythmus sowie der Unregelmäßigkeiten im Verlauf der schwachen Tetani ist wohl nur zum geringen Teil in Unregelmäßigkeiten des Reiz-

[1]) BIEDERMANN, Über die Innervation der Krebsschere. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, mathem.-naturwiss. Klasse, Bd. 97, Abt. III, 1888, S. 49.



apparates, sondern vielmehr in der Ermüdbarkeit des Nervenendorganes zu suchen, einerseits kommen diese Erscheinungen bei direkter Reizung des vollkommen kuraresierten Muskels nicht zur Beobachtung, andererseits werden sie durch Vergiftung des Nervenendorganes verstärkt.

In Kurve 5 auf Taf. 13 sehen wir noch zwei weitere häufig zur Beobachtung kommende Tatsachen ausgeprägt; es zeigt sich, daß im Verlauf einer länger dauernden rhythmischen Reizung die Erregbarkeit für die tetanisierende Reizung steigt. Es ist dieselbe scheinbare Steigerung der Erregbarkeit, wie sie bei der Abkühlung der Froschmuskeln und der Muskeln der Krebsschere zur Beobachtung kommt. Vor Beginn und nach Aufhören der rhythmischen Reizung sind zwei Tetani aufgezeichnet, die bei gleichem Rollenabstand des Induktoriums erhalten wurden. Wir sehen in dieser Kurve auch die Nachwirkung der tetanisierenden Reizung, die sich in einer die Tetanisation überdauernden Erregbarkeitsherabsetzung äußert. Dieselbe kommt nach der ersten Faradisation in einem Niedrigwerden zweier Zuckungen zum Ausdruck, nach der zweiten Faradisation, die deutlich stärker wirksam ist als die erste, kommt es zum Niedriger werden und zum Ausfall einzelner Zuckungen; doch auch hier sehen wir nach einiger Zeit die Zuckungen zur anfänglichen Höhe zurückkehren und regelmäßig werden.

Besonders deutlich ist der Ausfall einzelner Zuckungen in den Kurven 10 und 11 auf Taf. 14. Hier fand schwache Strychninwirkung Anwendung. In Kurve 10 kommt es zum Ausfall von vier aufeinander folgenden Zuckungen; die kleinen Zacken, die sich zeigen, sind auf die Unregelmäßigkeiten im Erfolg der faradischen Reizung zurückzuführen, bei der die oben erwähnte Rhythmenbildung gleichfalls angedeutet ist.

III.

Die folgenden Kurven mögen zum Teil auf einer Ermüdung beruhen, zum Teil haben sie eine andere Ursache. Jedenfalls stehen sie in Übereinstimmung mit den Jäderholm'schen Beobachtungen.

Wenn wir uns bei unseren Versuchen einer stärkeren faradischen Reizung bedienen, so kann ihre Wirkung auf die rhythmische Reizung eine verschiedene sein. Nach der Einteilung Jäderholm's kommt es in allen Fällen zu einer Abhebung der Fußpunkte von der Abszisse. Die Höhe der einzelnen Zuckungen

wird aber verschieden beeinflußt. Es werden die Gipfelpunkte niedriger als vorher, die Zuckungshöhen sind stark vermindert (siehe die Fig. 2, 3, 6, 7 auf Taf. 13). Besonders stark ist die Erniedrigung in den Kurven 2 und 3 ausgeprägt, in den Kurven 6 und 7 sinken nur einzelne Zuckungen unter die anfängliche Höhe, die übrigen Zuckungen erheben sich offenbar im Zusammenhang mit dem unregelmäßigen Tetanusverlauf über die frühere Gipfelhöhe, jedoch nicht so stark, wie es der Abhebung der Fußpunkte entsprechen würde (siehe auch die erste Faradisation in Fig. 1 u. 2 auf Taf. 13). In anderen Versuchen ist trotz bedeutender Abhebung der Fußpunkte von der Abszisse eine deutliche Verminderung der Hubhöhen der einzelnen Zuckungen nicht wahrzunehmen (siehe Fig. 17, 18, 19 auf Taf. 14).

Bei diesen Versuchen spielt eine Selbstunterstützung des Muskels durch die tetanisierende Reizung eine große Rolle. Die Wirkung der Muskelunterstützung auf eine Folge von Zuckungen wurde besonders von v. FREY[1]) und von v. KRIES[2]) einer eingehenden Untersuchung unterzogen, doch ergaben diese Untersuchungen eine große Zahl von regellosen Tatsachen, deren Zustandekommen vorerst nicht näher analysiert werden konnte. Erst R. MÜLLER[3]) ist es gelungen, diese scheinbare Regellosigkeit auf das Zusammenwirken dreier Variabeln zurückzuführen, der Belastung, der Temperatur und der Zuckungshöhe. R. MÜLLER konnte auch im Anschluß an v. FREY zeigen, daß sich die Zuckungen bei verschiedener höherer Unterstützung genau so verhalten, wie unvollständige Tetani, deren Fußpunkte sich entsprechend der Unterstützung von der Abszisse abgehoben haben.

Auf der Wirkung der Muskelunterstützung beruhen alle jene Kurven bei denen die Fußpunkte erhöht, die Gipfellinie gleichzeitig erniedrigt sind (Kurve 2 und 3 auf Taf. 13). Sie kommen regelmäßig bei schwach belasteten Muskeln und höheren Temperaturen vor. Durch diese beiden Momente wird die Steilheit und die Höhe

---

[1]) v. FREY, Versuche zur Auflösung der tetanischen Muskelkurve. Beiträge zur Physiologie. CARL LUDWIG zu seinem 70. Geburtstag gewidmet. Leipzig 1867. Reizungsversuche am unbelasteten Muskel. Arch. für Physiologie, 1887, S. 195.

[2]) v. KRIES, Untersuchungen zur Mechanik des quergestreiften Muskels. Archiv für Physiologie, 1880, S. 348. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., 1886, II. Bd.

[3]) R. MÜLLER, Untersuchungen über die Muskelkontraktion. I. Über die Höhe der Zuckungen bei wechselnder Unterstützung. PFLÜGER's Archiv, 107, 1905, S. 133.

der Kurven bedeutend gesteigert und werden dadurch die Bedingungen für eine Hebelschleuderung besonders günstig, Bedingungen, die durch Unterstützung des Hebels eine derartige physikalische Veränderung erfahren, daß die Zuckungen niedriger ausfallen. Um dies zu verstehen brauchen wir uns nur die zwei äußersten Lagen vorzustellen, die eine, bei der der Muskel ununterstützt zuckt und eine Hebelschleuderung bewirkt, die andere, bei der er gerade soweit unterstützt ist, daß der maximal zuckende Muskel keine Wirkung auf den Hebel hat, dieser Punkt liegt natürlich niedriger als der Gipfel der Schleuderkurve. Von diesen Verhältnissen gaben speziell zu diesem Zweck angestellte Untersuchungen Zeugnis.[1])

IV.

Wir kommen weiter zu jenen Beobachtungen, welche zeigen, daß die infolge Reizung auftretende Abnahme des Tonus mit einer Verkleinerung des rhythmischen Reizerfolges einhergehen kann. Auch diese viel umstrittenen Erscheinungen lassen sich am Nervmuskelpräparat beobachten, besonders dann, wenn es durch die rhythmische Reizung mehr oder weniger ermüdet ist.

Wird das ermüdete Nervmuskelpräparat, dessen rhythmische Zuckungen schon an Höhe abgenommen haben, schwach tetanisiert, so kommt es zu einer Zunahme der Zuckungshöhen, die oft sehr bedeutend sein kann (siehe die Kurven 12, 14, 15 auf Taf. 14). Wir haben hier eine Wirkung tetanisierender Reize vor uns, die Bethe[1]) im Anschluß an Brown-Sequard[2]) als „dynamogen" bezeichnet hat, d. h. auf den Einzelreiz verstärkend wirkend. Fällt ein solcher Reiz fort, so kommt es zum Sinken der Fußpunktlinie und zur Verkleinerung der einzelnen Zuckungen. Entsprechendes haben wir auch zu erwarten, wenn statt der tetanisierenden Reizung eine reflektorische Erregung den ermüdeten Nervmuskel trifft bzw. eine solche Erregung gehemmt wird.

Ein ähnliches Verhalten kommt jedoch, wie ausdrücklich betont werden soll, am normalen, nicht ermüdeten Muskel, niemals zur Beobachtung. Bei diesem tritt, wie wir oben gesehen haben, eine Summation der Reize in

[1]) F. W. Fröhlich, Über den Einfluß der Temperatur auf den Muskel. Verworn's Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 7, 1907.

[2]) Bethe, a. a. O., S. 382.

[3]) Brown-Sequard, Dynamogénie. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales. Serie I, p. 756, Paris 1884.

der Weise ein, daß sich die Fußpunkte der rhythmischen Zuckungen entsprechend der Stärke der tetanischen Reizung von der Abszisse abheben, die Höhe der Zuckungen selbst unverändert bleibt oder eine Verkleinerung erfährt (siehe unsere Kurven).

Daß es sich auch in den Kurven 25 u. 29 der Jäderholm'schen Arbeit um ermüdete Muskeln handelte, geht aus dem Vergleich mit den übrigen Kurven der Arbeit ohne weiteres hervor. Eine solche Ermüdung tritt bei rhythmischer Reizung auch an durchbluteten Muskeln nur allzuleicht ein.

Es fragt sich nun, wie es beim ermüdeten Muskel zu einer Höhenzunahme der einzelnen Zuckungen während der Dauer der faradischen Reizung kommt.

Es läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit sagen, daß beim Zustandekommen dieser Zunahme zwei Momente eine große Rolle spielen, die „Treppen"bedingungen (Stadium der scheinbar gesteigerten Erregbarkeit), unter welchen sich der ermüdete Muskel befindet und eine Verschiedenheit der Ermüdung von Nervenendorgan und Muskel. Auf die Möglichkeit einer derartigen Interferenz zwischen dem verschieden ermüdeten Nervenende und Muskel hat zuerst F. B. Hofmann [1]) in seinen Studien über den Tetanus hingewiesen.

Zum besseren Verständnis dieser Verhältnisse sollen einige leicht zu beobachtende Tatsachen angeführt werden.

Wenn wir die direkte Muskelerregbarkeit mit der indirekten vergleichen, so sehen wir, daß die durch indirekten Reiz hervorgerufene maximale Muskelzuckung höher ist, als die durch direkte Reizung veranlaßte. In solchen Versuchen geschieht die direkte Erregung des Muskels durch Anlegen von beweglichen Elektroden an den Muskel, wobei auch die in der Umgebung der Reizstelle liegenden Nervenenden mitgereizt werden; dieser Fehler kann aber für diesen Fall vernachlässigt werden.

Ermüden wir jetzt den Muskel vom Nerven aus durch mehrere hundert rhythmische Reizungen und vergleichen dann die Höhe der direkt und indirekt erregten Muskelzuckungen, so sehen wir, daß die erstere bedeutend höher ist als die letztere, gleichzeitig befindet sich der Muskel für den direkten Reiz unter Treppenbedingungen; es tritt, vorausgesetzt, daß die Ermüdung nicht allzuweit vorgeschritten ist, bei rhythmischer direkter Muskelreizung eine der

---

[1]) F. B. Hofmann, Studien über den Tetanus III. Zur Erklärung der scheinbaren Hemmungen am Nervmuskelpräparate. Pflüger's Archiv Bd. 103, S. 337 ff., 1904.



Treppe entsprechende Höhenzunahme der einzelnen Zuckungen ein. Aus dieser Beobachtung geht die verschiedene Ermüdbarkeit vom Nervenende und Muskel für die indirekte Muskelreizung hervor.

Die Erklärung dieser Tatsache ist folgende: Es entwickelt sich bei fortschreitender Ermüdung durch die indirekte Reizung im leichter ermüdbaren Nervenendorgan ein so starkes Dekrement der Erregungswelle, daß der Muskel nur von schwachen für ihn untermaximalen Reizen getroffen wird und sich von der anfänglichen, stärkeren Inanspruchnahme erholen kann.

Hierher gehört auch eine schon wiederholt sowohl für direkte als indirekte Muskelreizung beschriebene Beobachtung. Wirkt auf den Muskel während einer rhythmischen Reizung eine nicht zu lange dauernde faradische Reizung ein, so sind nach Aufhören der Faradisation die einzelnen Zuckungen verstärkt. Die Tetanisation ermüdet den Muskel zu einer höheren Zuckung, eine paradoxe Erscheinung, die in Zusammenhang mit der Treppe stehend auf die durch die Ermüdung gedehnte Kontraktionswelle des Muskels zurückgeführt werden konnte.[1]) Bei direkter Muskelreizung liegen die Verhältnisse einfach, weniger einfach sind sie bei indirekter Reizung. Kurve 13 auf Taf. 14 veranschaulicht einen derartigen Versuch. Nachdem infolge langdauernder rhythmischer Reizung die Höhe der maximalen Zuckungen stark abgenommen hat, wirkt bei weitergehenden Einzelzuckungen eine faradische Reizung auf den Nerven an einer mehr zentral gelegenen Stelle ein. Nach Beendigung derselben sehen wir die einzelnen Zuckungen außerordentlich verstärkt und zwar umsomehr, je stärker der sich an die Tetanisation anschließende Verkürzungsrückstand ist. Dadurch wird auch hier der Zusammenhang mit der in die Länge gezogenen Erschlaffung des Muskels deutlich. Auch hier hat diese Höhenzunahme der Zuckung mit einer tatsächlichen Erregbarkeitssteigerung nichts zu tun, da gleichzeitig die Reizschwellenerregbarkeit für Eiuzelreize eine Verminderung aufweist.

Bei Zusammenfassung dieser Ergebnisse liegt es nun nahe, daß auch die Größenzunahme der Zuckungen eines ermüdeten Muskels während einer schwachen tetanisierenden Reizung auf gleicher Basis beruht. Der Muskel wird durch die größere Zahl der Erregungen,

---

[1]) F. W. Fröhlich, Über die scheinbare Steigerung der Leistungsfähigkeit des quergestreiften Muskels im Beginn der Ermüdung („Muskeltreppe") der Kohlensäurewirkung und der Wirkung anderer Narkotika (Äther, Alkohol). Verworn's Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. V, S. 288, 1905.

die ihm während der Dauer der faradischen Reizung vom Nerven zufließen, in „Treppenbedingungen" versetzt und er beantwortet eine schwächere Erregung — das Dekrement der Erregungswelle wird durch die Faradisation jedenfalls verstärkt — mit einer höheren Zuckung. Die „Treppenbedingungen" kommen dadurch zustande, daß einerseits die faradische Reizung die Erregungswelle in den einzelnen Muskelelementen dehnt, andererseits die einzelnen Elemente sich durch die ihnen zugehenden Erregungen in einem schwachen Erregungszustand befinden.

V.

Auf anderer Grundlage beruhen die Versuchsresultate, die NIKOLAIDES [1]) und DONTAS zur Annahme von Hemmungsfasern im peripheren Nerven geführt haben.

Von den zwei motorischen Wurzeln, die die Nervenfasern für den Gastrocnemius enthalten, kann die untere einen hemmenden Einfluß auf die obere ausüben. Bei näherem Betrachten der Kurven und Nachprüfen der Versuche ergibt sich vollkommene Übereinstimmung mit den Hemmungen, die von KAISER, [2]) WEDENSKY, [3]) AMAYA, [4]) und HOFMANN [5]) für das Nervmuskelpräparat beschrieben und von WEDENSKY und F. B. HOFMANN auf eine Ermüdung des Nervenendorganes zurückgeführt worden sind. Allerdings müßte es nach den Befunden von NIKOLAIDES und DONTAS möglich sein, daß die Nervenstämme, die zum gleichen Muskel ziehen, sich gegenseitig beeinflussen. Um dies festzustellen, wurden Versuche über die Erregbarkeit und Ermüdbarkeit der beiden Wurzeln angestellt; man kann sich bei diesen Versuchen auch mit Vorteil der Stämme des Plexus ischiadicus bedienen, die Fasern für den Gastrocnemius führen. Es zeigt sich, daß der obere Nervenstamm in vielen Fällen eine geringere Erregbarkeit, eine

---

[1]) NIKOLAIDES und DONTAS, a. a. O.

[2]) KAISER, Eine Hemmungserscheinung am Nervmuskelpräparat. Zeitschrift für Biologie, Bd. 28, S. 417, 1891.

[3]) WEDENSKY, Über die Beziehungen zwischen Reizung und Erregung im Tetanus. St. Petersburg, Akademie der Wissenschaften, 1886. Erregung, Hemmung und Narkose. PFLÜGER's Archiv, Bd. 100, 1904, S. 1.

[4]) AMAYA und HOFMANN, Über scheinbare Hemmungen am Nervmuskelpräparat. PFLÜGER's Archiv, Bd. 91, 1902, S. 413 und 425.

[5]) F. B. HOFMANN, Studien über den Tetanus. PFLÜGER's Archiv, Bd. 93, 1903, S. 156. II. PFLÜGER's Archiv, Bd. 93, 1903, S. 484. III. a. a. O.

niedrigere maximale Zuckung und eine bedeutendere Ermüdbarkeit der Endorgane aufweist, als der untere. Wurde nun der untere Stamm durch eine länger dauernde rhythmische Reizung ermüdet, so zeigte die obere nach Eintritt der Ermüdung des unteren Stammes ein verschiedenes Verhalten. In vereinzelten Fällen erwies sich die Erregbarkeit als unverändert, in anderen Fällen war sie herabgesetzt, ihre Ermüdbarkeit im Verhältnis zur Ermüdbarkeit des oberen Stammes der anderen Seite deutlich gesteigert. In wieder anderen Fällen erwies sich nach Ermüdung der unteren Wurzel auch die obere ermüdet. Bei eingehender Untersuchung läßt sich die Ursache dieser verschiedenen Resultate feststellen; sie kommen dadurch zustande, daß bei Anwendung stärkerer Ströme Stromschleifen auf die Fasern der nicht gereizten Wurzel überspringen und dieselbe mitermüden. Die Erregbarkeitsherabsetzung, die bei Vermeidung der Stromschleifen zur Beobachtung kommt, hat offenbar seine Ursache in einer Ausbreitung des Ermüdungsstoffs von den ermüdeten Muskelfasern zu den nicht gereizten Nervenenden.

Die Stromschleifenwirkung ist es auch, die in den Versuchen von Nikolaides und Dontas die gegenseitige Beeinflussung der beiden Wurzeln vortäuscht. In diesen Versuchen wurde die obere Wurzel infolge ihrer geringeren Erregbarkeit mit übereinandergeschobenen Rollen gereizt. Nach unseren Erfahrungen genügt schon ein Rollenabstand von 100 mm, um das Überspringen von Stromschleifen nach Unterbindung der gereizten Wurzel zu demonstrieren. Wirkt nun eine andere Reizung auf die untere Wurzel ein, so wirkt dieselbe wie die zweite Reizung in den Versuchen von Amaya und Hofmann und ruft die Hemmung hervor.

Daß die hemmende Beeinflussung der unteren durch die obere Wurzel nicht deutlich hervortritt, liegt in den verschiedenen Erregbarkeits- und Ermüdbarkeitsverhältnissen, aber auch hier lassen sich die Hemmungen demonstrieren.

Es wäre somit die Möglichkeit gezeigt, sämtliche für den peripheren Nerven beschriebenen Hemmungserscheinungen auf bekannte Prinzipien zurückzuführen.

Zusammenfassung.

1. Die peripheren Hemmungen, die sich in einer Herabsetzung der Erregbarkeit des motorischen Nerven durch Beeinflussung der sensiblen Wurzeln bzw. durch reflektorische Vorgänge kundtun, bieten nicht den geringsten Anhaltspunkt für die Annahme spezifischer Hemmungsnerven oder einer Leitung spezifischer Hemmungsvorgänge. Die geschilderten Hemmungen lassen sich in ihrer Gesamtheit am Nervmuskelpräparat darstellen und beruhen zum Teil auf einer relativen Ermüdbarkeit des Nervenendorganes für schwache Reize und einer absoluten Ermüdbarkeit für starke Reize, zum Teil auf einer Selbstunterstützung des Muskels durch eine tetanische Reizung, zumteil endlich auf den Fortfall von Erregungen, die den Muskel im Zustand der Ermüdung treffen und die Wirkung der Einzelreizung verstärken, eine Verstärkung, die mit dem Prinzip der „Treppe“ in engem Zusammenhang steht.

2. Die Versuche weisen einen Hemmungsmechanismus auf, der auf einer relativen Ermüdung durch schwache Reize beruht. Für den Skelettmuskel der Wirbeltiere scheint dieser Hemmungsmechanismus nicht verwertet zu sein, wohl aber ließ er sich beim Schließmuskel der Krebsschere als wirksam nachweisen.

Tafelerklärung.

Tafel 13 und 14.

Kurve 1 zeigt die Verkleinerung der Zuckungshöhle einer rhythmischen Reizung durch eine tetanisierende Reizung, die dadurch zustande kommt, daß die Fußpunkte entsprechend der tetanisierenden Reizung erhöht sind, während die Gipfelpunkte eine entsprechende Erhöhung nicht aufweisen. Am Anfang und am Ende der Kurve ist die Wirksamkeit der tetanisierenden Reizung zu ersehen.

Kurve 2 zeigt die Verkleinerung der Zuckungshöhen durch schwache Tetanisation des Nerven. Bei der zweiten Reizung sind die Fußpunkte erhöht, die Zuckungsgipfel erniedrigt, bei der ersten Reizung sind die Zuckungsgipfel erhöht. Die zweite faradische Reizung ist etwas schwächer wirksam als die erste.

Kurve 3 zeigt die Fußpunkte einer Zuckungsreihe durch Faradisation erhöht, die Gipfelpunkte sind erniedrigt.

Kurve 4 zeigt die Hemmung von Einzelzuckungen durch eine schwache, tetanisierende Reizung.

Kurve 5 zeigt bei den ersten zwei Reizungen Hemmung einzelner Zuckungen durch die schwach tetanisierende Reizung. Der Vergleich der am Beginn und am Ende der Kurve aufgenommenen Tetani zeigt, daß im Verlauf der Reizung die Wirksamkeit der faradischen Reizung zugenommen hat.

Kurve 6 und 7 zeigen die Verringerung der Höhe der Einzelzuckung durch die faradische Reizung, die Fußpunkte der Zuckungen sind erhöht, die Gipfelpunkte sind teils erniedrigt, teils erheben sie sich über die anfängliche Höhe, jedoch nicht so stark als der Erhöhung der Fußpunkte entsprechen würde.

Kurve 8 und 9 zeigen die Erniedrigung der Zuckungshöhen durch eine schwache faradische Reizung.

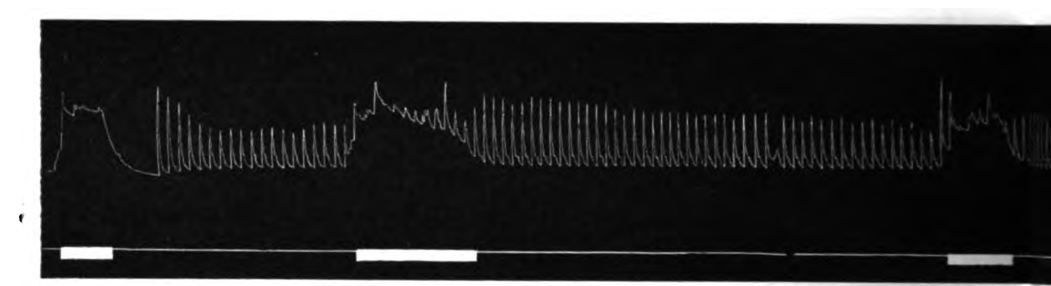
Kurve 10 und 11 zeigen die Hemmung der Einzelzuckung durch die schwache faradische Reizung bei gleichzeitiger Anwendung schwacher Strychninvergiftung. In Kurve 10 ist die erste tetanische Reizung nur durch 4 Zacken angedeutet (Rhythmenbildung).

Kurve 12, 14 und 15 zeigen die Verstärkung der Einzelzuckungen durch eine schwache tetanisierende Reizung am ermüdeten Präparat.

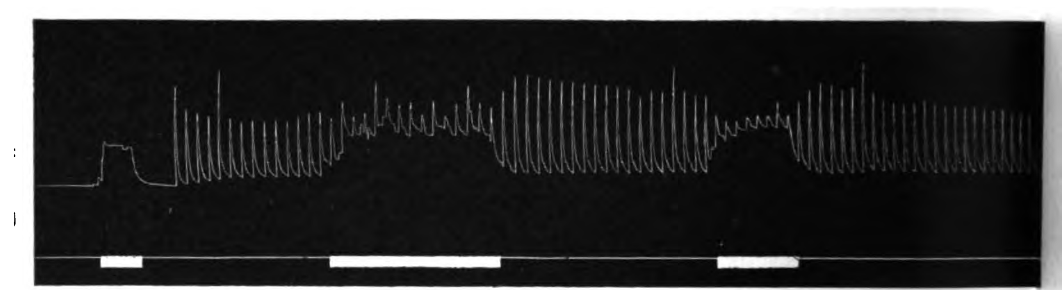
Kurve 13 zeigt die Verstärkung der Einzelzuckungen eines ermüdeten Präparates durch Einschaltung einer tetanisierenden Reizung, die Einzelzuckungen sind umso höher je mehr sie in den nach der Tetanisation auftretenden Verkürzungsrückstand fallen.

Kurve 16 zeigt die Andeutung von Rhythmenbildung bei schwacher Tetanisation eines mit Strychnin schwach vergifteten Präparates. Der der faradischen Reizung entsprechende Einzelreiz ist nicht wirksam.

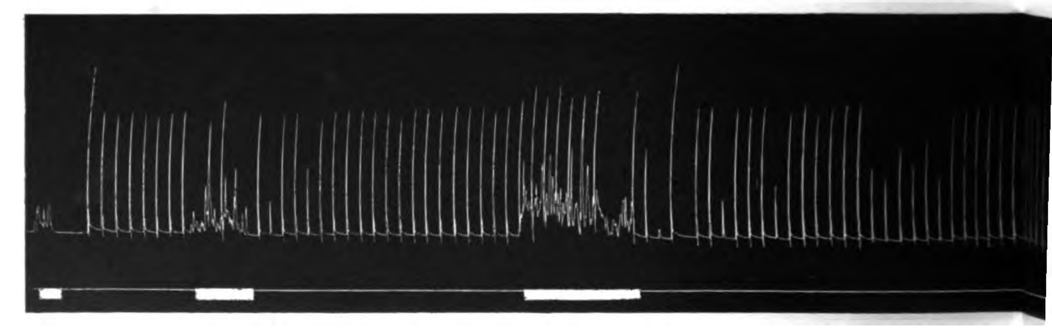
Kurve 17, 18 und 19 zeigen Beobachtungen, in denen die Höhe der Einzelzuckungen durch die faradische Reizung trotz deutlicher Abhebung der Fußpunkte nicht sonderlich beeinflußt erscheint.



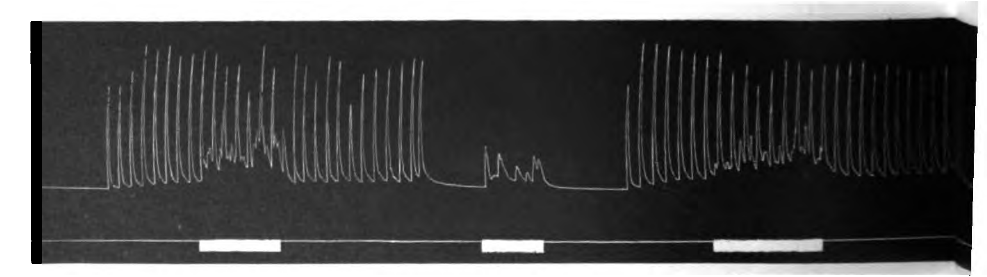
Kurve 1.



Kurve 2.



Kurve 5.

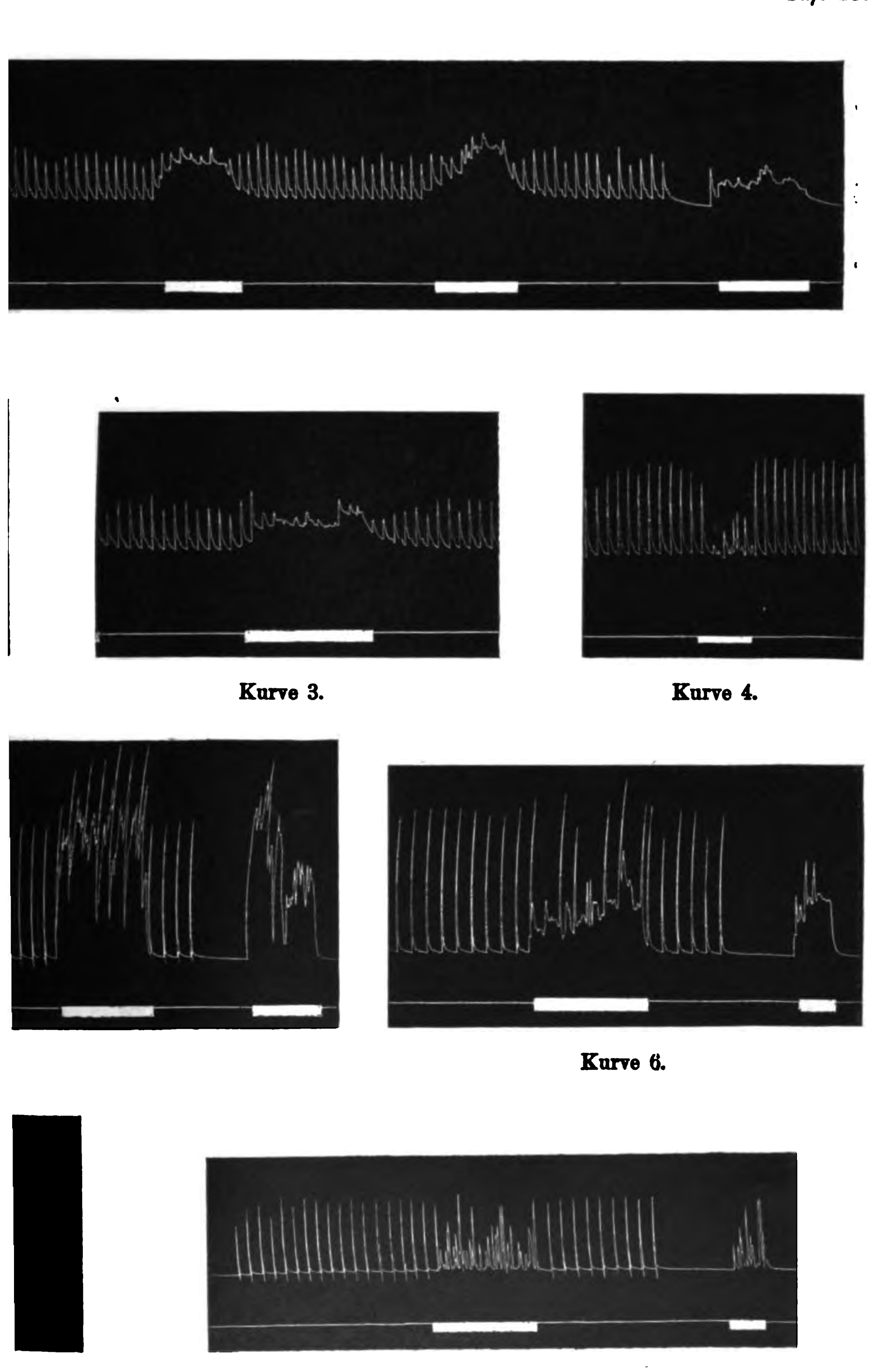


Kurve 7.

Fröhlich, Über peripherische Hemmungen.

Verlag von Gustav Fischer

Taf. 13.



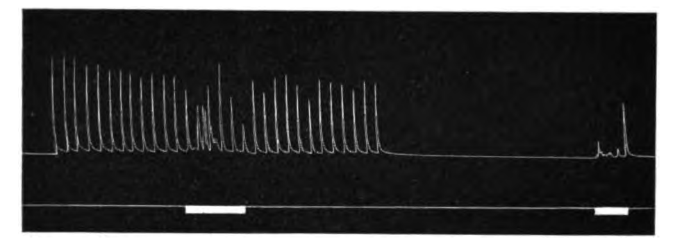
Kurve 3.

Kurve 4.

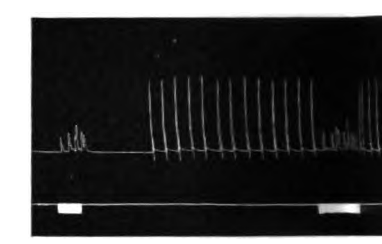
Kurve 6.

Kurve 8.

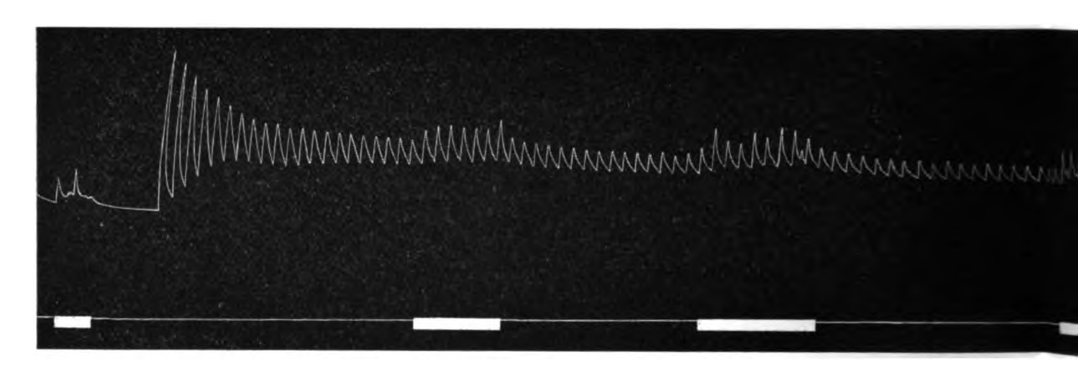
r in Jena.



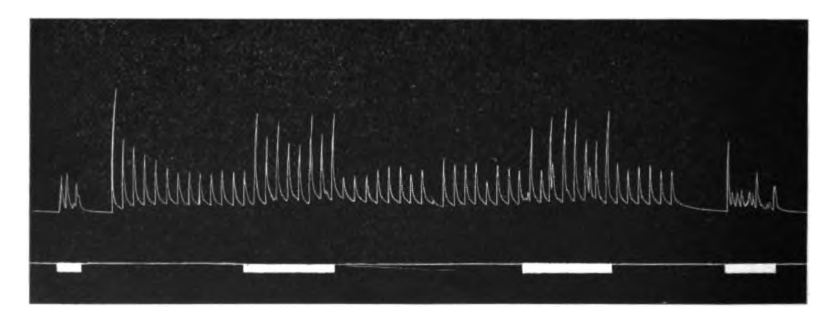
Kurve 9.



Kurve 10.

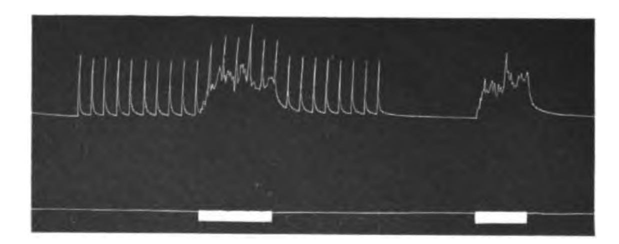


Kurve 12.

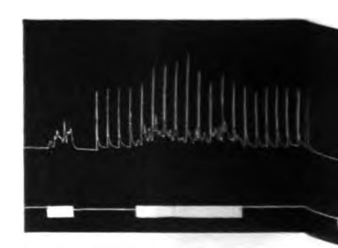


Kurve 14.





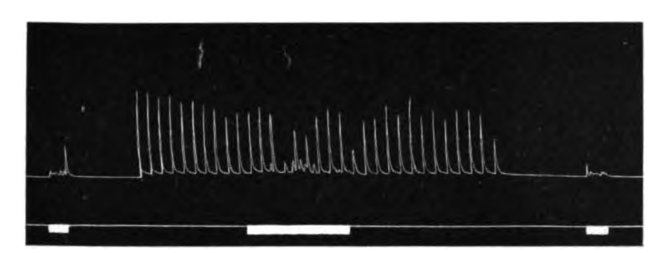
Kurve 17.



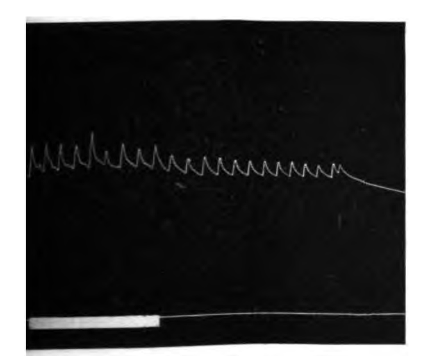
Kurve 18.

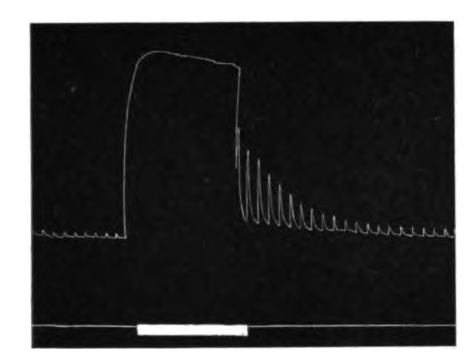
Verlag von **Gustav Fisch** in



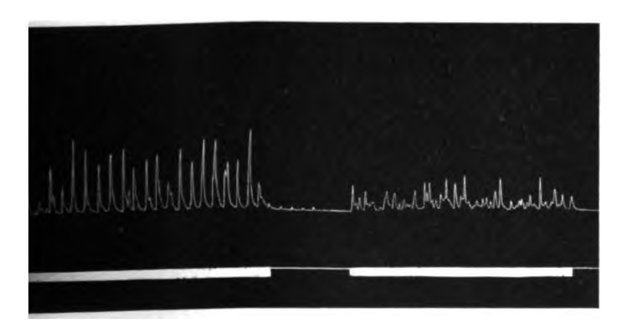


Kurve 11.

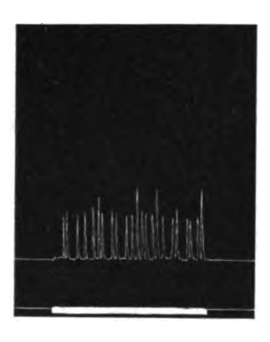




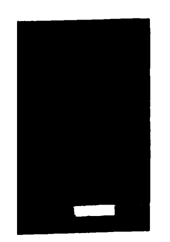
Kurve 13.

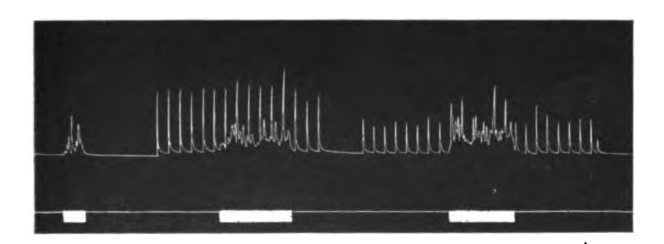


Kurve 15.



Kurve 16.





Kurve 19.

r in Jena.

Über den Einfluſs der Temperatur auf den Muskel.

Von

Friedrich W. Fröhlich.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

Mit 2 Textabbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 17. September 1907.)

I.

Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Muskeln der Krebsschere ergaben einige Erscheinungen, die mit unseren Anschauungen über die Beeinflussung der Lebensvorgänge durch die sinkende Temperatur nicht übereinstimmten. Es zeigte sich nämlich, daß mit sinkender Temperatur die Erregbarkeit des Schließ- und Öffnungsmuskels für faradische Reize zunimmt, um etwa bei 9—10° C ein Optimum zu erreichen, und daß die tonische Erregung beider Muskeln durch die sinkende Temperatur begünstigt wird. Da diese Steigerung der Leistungsfähigkeit mit einer bedeutenden Verlangsamung der Reaktionen einhergeht, so lag der Gedanke an eine Analogie mit Höhenzunahme der Zuckung des abgekühlten Kaltblütermuskels nahe, wie sie besonders von GAD und HEYMANS [1]) ausführlich beschrieben worden ist. Bei diesen Autoren findet sich auch die einschlägige Literatur bis 1890 berücksichtigt.

[1]) GAD und HEYMANS, Über den Einfluß der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. Archiv für Physiologie, 1890. Supplementbd., S. 59.

Da bei den kuraresierten Skelettmuskeln die Untersuchung über das Zustandekommen dieses merkwürdigen Verhaltens einfacher erscheint als am Nervmuskelpräparat der Krebsschere, bei welchem Nerven, Nervenenden und Muskel in gleicher Weise beeinflußt werden, so wendeten sich unsere Untersuchungen dem Verhalten des kuraresierten Muskels gegenüber verschiedenen Temperaturen zu.

Bei den Versuchen fand der herausgeschnittene Sartorius und Gastrocnemius von Temporarien Anwendung. Die Verzerrung der Kurven durch Hebelschleuderung wurde durch Anwendung kurzer und leichter Schreibhebeln und das Anbringen des Gewichtes nahe am Angriffspunkte des Hebels möglichst hintanzuhalten gesucht. Zur Veränderung der Temperatur diente eine kegelmantelartige Kammer, die aus Schlangenwindungen dünnen Bleirohrs hergestellt war. Durch die nach unten liegende Spitze des Kegels wurde der Doppelhaken zur Verbindung von Muskel und Schreibhebel geführt, durch die breite Basis ragten ein Muskelhalter und ein Thermometer in die Kammer hinein. Der Zugang von oben wurde nach Einbringung des Muskels durch Auflegen feuchter Watte abgeschlossen, die Kammer selbst war mit einer isolierenden Watteschicht umgeben. Die Temperatur des Muskels wurde nach der Lufttemperatur bestimmt, die mindestens durch 10 Minuten in möglichst konstanter Höhe auf den Muskel eingewirkt hatte. Die Reizung geschah durch Nadelelektroden, die dem Muskel am proximalen Ende zugeführt wurden.

Fürs erste konnte festgestellt werden, daß die gewaltige Höhenzunahme der maximalen Zuckung des abgekühlten Muskels in vollkommenen Einklang steht mit der Höhenzunahme der Muskelzuckung im Stadium der „Muskeltreppe“ oder der schwachen Kohlensäurevergiftung.

Auch beim abgekühlten Muskel spielt die Dehnung der Lebensvorgänge eine bedeutende Rolle und bewirkt, daß in dem Moment, in welchem nach Reizung das Maximum der Verkürzung erreicht wird, die zuerst in Erregung versetzten Elemente sich im Zustand stärkerer Verkürzung befinden als unter normalen Verhältnissen. Gegen einen Vergleich des Zuckungsverlaufes bei Abkühlung und Ermüdung des Muskels wurde zwar der Einwand [1]) erhoben, daß sich beide dadurch unterscheiden, daß bei der Abkühlung die Deh-

---

[1]) v. FREY, Allgemeine Physiologie der quergestreiften Muskeln. NAGEL's Handbuch der Physiologie des Menschen, IV. Bd., zweite Hälfte, erster Teil, S. 458, 1907.



nung den aufsteigenden Schenkel, bei der Ermüdung vorzugsweise den absteigenden Schenkel der Zuckungskurve betrifft. Dieser Einwand hat jedoch nur scheinbare Berechtigung. In Wirklichkeit liegt gerade in der Veränderung der beiden Teile der Zuckungskurve ein Beweis für die strenge Analogie der Zuckungsveränderungen bei Abkühlung und Ermüdung. Es wurde von BASLER [1]) und zur gleichen Zeit auch von mir [2]) auf die Verschiedenheit des Zuckungsverlaufes des ermüdeten Sartorius und Gastrocnemius hingewiesen. Der ermüdete Sartorius weist eine stärkere Dehnung des aufsteigenden, der Gastrocnemius des absteigenden Schenkels der Zuckungskurve auf. Es scheint dieses Verhalten vorzugsweise mit der Anordnung der Muskelfasern, der Länge und Dehnbarkeit des Muskels zusammenzuhängen, denn kurze Teilstücke des Sartorius zeigen bei Ermüdung gleichfalls die stärkere Dehnung des absteigenden Schenkels. Die gleichen Verhältnisse liegen, wie auch schon aus den Kurven von GAD und HEYMANS hervorgeht, bei der Abkühlung vor. GAD und HEYMANS haben ihre Versuche am Sartorius, Gastrocnemius und Semimembranosus ausgeführt. Musculus sartorius und semimembranosus zeigen durchweg die stärkere Dehnung des aufsteigenden Schenkels, der Gastrocnemius die stärkere Dehnung des absteigenden Schenkels. Ein weiterer Beweis für die Übereinstimmung im Verhalten des abgekühlten und ermüdeten Muskels liegt in den von GAD und HEYMANS ihrer Arbeit beigegebenen Abbildungen über die Veränderung der Verdickungskurven des abgekühlten Muskels. Diese weisen, gleichwie die Kontraktionswellen des ermüdeten Muskels eine gewaltige Dehnung des zeitlichen Verlaufes auf, während die Verringerung ihrer Amplitude verhältnismäßig gering ist. Wir haben also auch hier die Verringerung der über den Muskel verlaufenden Kontraktionswelle bei gleichzeitiger Höhenzunahme der ganzen Muskelkontraktion, so daß wir den folgenden allgemeinen Satz aufstellen könnten; die über den Muskel ablaufende Kontraktionswelle erfährt im Beginn der verschiedenartigsten Schädigungen (Abkühlung, Narkose, Erstickung, Ermüdung, Kohlensäurewirkung eine Verringerung der Amplitude, die jedoch mit einer

[1]) BASLER, Über das verschiedene Verhalten des Sartorius und Gastrocnemius des Frosches bei Ermüdung. PFLÜGER's Archiv, Bd. 106, S. 141, 1904.

[2]) F. W. FRÖHLICH, Über die scheinbare Steigerung der Leistungsfähigkeit des quergestreiften Muskels im Beginn der Ermüdung („Muskeltreppe"), der Kohlensäurewirkung und anderer Narkotika (Äther, Alkohol). VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. V, S. 288, 1905.

unverhältnismäßigen Zunahme der zeitlichen Dauer einhergeht. Diese Zunahme betrifft hauptsächlich den absteigenden Schenkel der Zuckungskurve und ist die Ursache der Höhenzunphme der ganzen Zuckung. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß der abgekühlte Muskel gleichfalls mit der Verlangsamung der Lebensvorgänge eine Erregbarkeitsherabsetzung für einzelne Reizschwellenreize aufweist, daß der Anstieg der Kurve weniger steil wird, die Winkelbeschleunigung (CLOPATT) [1]) eine kleinere wird, und damit eine Verkleinerung der Arbeitsleistung in der Zeiteinheit einhergeht.

Mit der durch Abkühlung bewirkten Höhenzunahme der Muskelzuckung und dem Sinken der Reizschwellenerregbarkeit für einzelne Öffnungsinduktionsschläge geht eine Steigerung der Reizschwellenerregbarkeit für faradische Reize einher, die etwa bei 8—10° ihr Maximum erreicht aber ebenso wie die Höhenzunahme der maximalen Zuckung nur bei frichen, gut erregbaren Muskeln zur Beobachtung kommt. Die beistehende Kurve soll das Verhalten der Reizschwellenerregbarkeit für Einzelreizung und faradische Reizung wiedergeben.

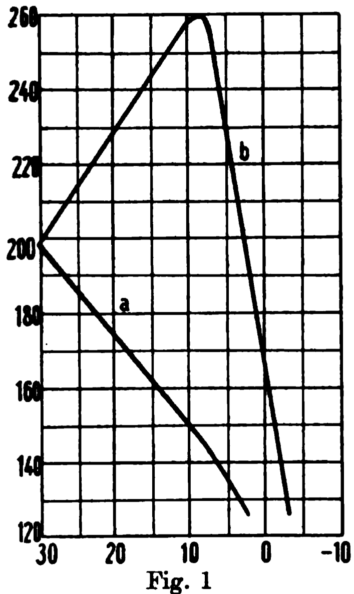


Fig. 1
zeigt das verschiedene Verhalten der Reizschwellen-Erregbarkeit gegenüber Einzelreizen und faradischer Reizung.

Als Ordinatenwerte sind in vorstehender Kurve die Rollenabstände des Induktoriums, als Abzissenwerte die Temperatur eingetragen. Wir sind uns natürlich bewußt, daß diese Kurve keine quantitativen Verhältnisse wiedergibt, sondern nur qualitativ das Verhalten der Reizschwellenerregbarkeit für einzelne und faradische Reizung zum Ausdruck bringt. Die gleichmäßige faradische Reizung wurde durch Einschalten eines Metronoms und eines Quecksilberschlüssels in den primären Kreis des Induktoriums erzielt. Die Dauer der faradischen Reizung umfaßte etwa 15 Unterbrechungen des primären Kreises.

Werden diese Versuche mit weniger gut erregbaren Präparaten

---

[1]) CLOPATT, Zur Kenntnis des Einflusses der Temperatur auf die Muskelzuckung. Skandinavisches Arch. f. Physiologie, Bd. 10, S. 249, 1900.

ausgeführt, so ist die Steigerung der Erregbarkeit für faradische Reizung nur angedeutet oder gar nicht vorhanden oder es macht sich gleich von Anfang an ein Sinken der faradischen Erregbarkeit geltend, das nur nicht so steil verläuft, wie das Absinken der in diesen Fällen auch Unregelmäßigkeiten aufweisender Erregbarkeit für einzelne Reizschwellenreize.

Die Steigerung für schwache faradische Reizung kann gleichfalls nur in der gewaltigen Verlangsamung der Erregungsvorgänge, die mit einer nur geringen Verkleinerung einhergeht, ihre Ursache haben. Bei höheren Temperaturen verlaufen die schwachen Erregungswellen so schnell über den Muskel, daß sie keine sichtbare Kontraktion hervorrufen. Mit der außerordentlichen Verlangsamung der Kontraktionsvorgänge summiert sich infolge ihrer langen Dauer eine jede der Kontraktionswellen zu anderen und es kommt zu einem Sichtbarwerden ihrer Wirkung. Diese scheinbare Steigerung der faradischen Erregbarkeit nimmt erst ab, wenn durch die sinkende Temperatur auch die Amplitude der einzelnen Erregungswellen eine starke Verminderung erfahren hat. Auf vollkommen gleicher Grundlage müssen wir uns auch die analogen Erscheinungen bei den Krebsmuskeln zustande kommend vorstellen.

II.

Eine weitere Frage ist die nach dem Einfluß höherer Temperatur auf die Muskelzuckung. Eine experimentelle Behandlung dieser Frage erschien notwendig, da sich bei Nachprüfung der über periphere Hemmungen handelnde Arbeit Jäderholm's ein Zusammenhang einzelner Hemmungen mit den bei künstlicher Unterstützung des Muskels auftretenden Erscheinungen ergab, und die Muskelunterstützung in ihrer Wirkung von der Temperatur abhängig ist. Aus den Untersuchungen von v. Kries [1]) v. Frey [2]) und R. Müller [3]) geht hervor, daß bei künstlicher Unterstützung oder Selbstunter-

[1]) v. Kries, Untersuchungen zur Mechanik des quergestreiften Muskels. Arch. f. Physiologie, 1880, S. 348. — Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., 1886, II. Bd.

[2]) v. Frey, Versuche zur Auflösung der tetanischen Muskelkurve. Beiträge zur Physiologie. Carl Ludwig zu seinem 70. Geburtstag gewidmet. Leipzig 1867. Reizungsversuche am unbelasteten Muskel. Arch. f. Physiologie, 1887, S. 195.

[3]) R. Müller, Untersuchungen über die Muskelkontraktion I. Über die Höhe der Zuckung bei wechselnder Unterstützung. Pflüger's Arch., Bd. 107, 1905, S. 133.

stützung des isotonisch zuckenden Muskels durch eine tetanisierende Reizung die Zuckungshöhe bedeutend abnehmen kann. In einzelnen Fällen genügt eine Unterstützung, die kaum die Hälfte der anfänglichen Zuckungshöhe beträgt, um die Muskelreizung als unwirksam erscheinen zu lassen. R. MÜLLER konnte als Bedingungen für das Auftreten dieser Erniedrigung der Zuckungshöhen erhöhte Temperatur und geringe Belastung auffinden, und es handelte sich nun für uns um die Feststellung, wie Steigerung der Temperatur und Verringerung der Belastung auf die Zuckungskurven einwirken.

Nach GAD und HEYMANS nimmt die Zuckungshöhe aufsteigend von einer Temperatur von 19° an Höhe zu, um etwa bei 30° ein Maximum zu erreichen. Diese Angabe ist allerdings nicht ohne Widerspruch geblieben.[1])

Es ist nun leicht festzustellen, daß die Differenz der Zuckungshöhen bei 19° und 30° um so größer wird, je geringer die Belastung ist. Kurz gesagt. Die Differenz ist um so größer, je günstiger die Bedingungen für eine Hebelschleuderung sind. Erhöhte Temperatur, geringe Belastung bewirken einen steilen Anstieg der Zuckungskurve, und dieser ist es, der die Schleuderung des Hebels verursacht. Werden kurze und leichte Hebel angewendet, greift die Belastung günstig an den Hebel an, so wird die Höhendifferenz der Zuckungen bei 30° und 19° immer kleiner; bei größeren Belastungen kann die Kurve bei 30° selbst niedriger ausfallen als die bei 19°. Die Zuckungen unterscheiden sich dann nur durch die Geschwindigkeit ihres Ablaufes.

Die Untersuchungen über die Wirkung künstlicher Unterstützung auf die Muskelzuckung erweckt nun in uns die Annahme, daß die auch mit unserer Methodik bei geringer Belastung auftretende Höhenzunahme der Zuckung bei 30° noch auf Hebelschleuderung beruht. Diese Annahme wird durch Folgendes gestützt: Alle Bedingungen, die die Hebelschleuderung begünstigen, bewirken auch

---

[1]) BOSSEK, Über den Einfluß der Temperatur und der Belastung auf die Zuckung des Muskels. Dissertation, Würzburg 1896. — COLEMAN und POMPILIAN, Influence de la température sur la contraction musculaire des animaux à sang froid, grenouille, écrevise. Compt. rend. de la Soc. de biol., 1896, p. 696. — SCHENK (WITTE), Kleinere Notizen zur allgemeinen Muskelphysiologie. PFLÜGER's Archiv, Bd. 79, S. 340, 1900. — CARVALLO und WEISS, Influence de la temperature sur la contraction musculaire de la grenouille. Arch. de physiol. norm. et pathol., 1900 p. 225.



die Erniedrigung der Gipfelpunkte bei fortschreitender Unterstützung. Wird der unterstützt zuckende Muskel mit dem ununterstützt zuckenden durch bloße Inspektion verglichen, so ergibt sich gar kein Unterschied; der unterstützte kann nur nicht mehr oder nur unvollständig an den Hebel angreifen, eine Beobachtung, die es uns nahelegt, das ganze Plus an Zuckungshöhe des nicht unterstützten Muskels auf Hebelschleuderung zurückzuführen. Dagegen konnte allerdings eingewendet werden, daß die Zuckung an sich durch die Unterstützung eine Veränderung erfährt. Das trifft zu, aber diese Veränderung muß sich in einem entgegengesetzten Sinne bewegen. Wir wissen, daß die Zuckungshöhe des isotonisch zuckenden Muskels mit zunehmender Belastung an Höhe abnimmt. Wird die Unterstützung eingeführt, so zuckt der Muskel zuerst unbelastet, dann belastet, es muß also zur Zunahme der Zuckungshöhe kommen. Dies ist auch bei Anwendung größerer Belastung und niedrigerer Temperatur die Regel, bei geringerer Belastung und höherer Temperatur spielt die Unterstützung in dieses Hinsicht nur eine geringe Rolle, dafür tritt die Hebelschleuderung in den Vordergrund.

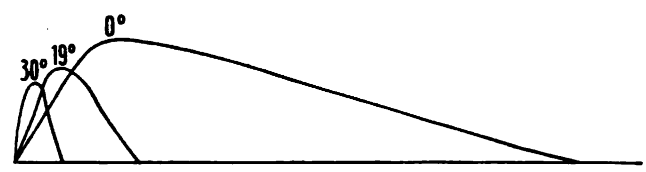


Fig. 2
zeigt die Veränderung der isotonischen Muskzuckung bei sinkender Temperatur.

Wird bei gleichbleibend geringer Belastung, die Größe der Unterstützung bestimmt, die bei 19° und 30° notwendig ist, um die Wirksamkeit des zuckenden Muskels auf den Schreibhebel aufzuheben, so zeigt es sich, daß dies beim höher temperierten Muskel schon durch eine geringere Unterstützung erzielt werden kann. Aus dieser Tatsache scheint mit großer Bestimmtheit hervorzugehen, daß die Zuckung des höher temperierten Muskels niedriger ist als die bei 19°. Es wären demnach schon jetzt die Angaben von Gad und Heymans entsprechend der Fig. 2 zu korrigieren. Mit sinkender Temperatur, (von 30° an) nimmt mit der Zunahme der zeitlichen Dauer die Höhe der Zuckungen zu, wobei sich die Höhenzunahme als abhängig erweist von der Zunahme der Dauer. Die Zunahme der Leistungsfähigkeit des abgekühlten Muskels ist nur eine scheinbare. Das Optimum der Temperatur liegt jedoch nicht, wie man

meinen könnte, bei 30°, sondern wie GAD und HEYMANS hervorgehoben haben, bei 19°. Bei höherer Temperatur nimmt die Ermüdbarkeit zu, bei niedriger Temperatur nimmt die Summierbarkeit für maximale Reize ab. Steigt die Temperatur über 30°, so geht die erhöhte Ermüdbarbeit kontinuierlich in die Wärmelähmung über, die, wie WINTERSTEIN's[1]) Untersuchungen gezeigt haben, nicht in einer Lähmung der Lebensvorgänge beruht, sondern im Gegenteil mit einer Steigerung des Sauerstoffbedürfnisses einhergeht, für die der zu Gebote stehende Sauerstoff nicht genügt. Dadurch tritt Erstickung ein.

[1]) WINTERSTEIN, Wärmeleitung und Narkose. VERWORN's Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. V, 1905.

Sul potere che ha il sangue di trasformare l'azione fisiologica di alcune sostanze.

Azione della caffeina e della teobromina sul cuore isolato.

Ricerche del Dott. **Mario Camis.**

(Dall' Istituto di Fisiologia della R[a] Università di Pisa diretto dal Prof. V. Aducco)

Con Tav. 15a e 15b.

(Der Redaktion zugegangen am 16. August 1907.)

Il metodo del cuore isolato di mammifero, che fu introdotto nella tecnica fisiologica per opera del Newell Martin (20) e del Langendorff (15), ossia quel metodo, che consiste nel far funzionare, fuori dell'organismo, un cuore mantenuto in opportune condizioni di temperatura e nutrito da un liquido nutritivo che circola attraverso il suo sistema coronario, ha recato alla fisiologia del cuore vantaggi notevolissimi come quello che permette di studiare direttamente nel cuore di un animale a sangue caldo, alcuni problemi, che prima si potevano studiare solo indirettamente estendendovi per analogia risultati fornitici dallo studio del cuore di eterotermi. Ma oltre che a problemi di fisiologia speciale del cuore questo metodo si presta assai bene a studiare questioni di fisiologia generale. Da questo punto di vista il cuore di un mammifero, come la zampa galvanoscopica di rana, può considerarsi come un reagente fisiologico; e per mezzo suo noi possiamo cimentare le proprietà biologiche di svariati agenti fisici e chimici, e metterci in condizioni sperimentali favorevoli, che ci permettono di giungere a conclusioni di una certa larghezza. Quello infatti che si richiede per impostare e risolvere un

problema biologico di portata generale, è la possibilità di liberarci di tutti i fattori, che sono soggetti a variazioni individuali e di eliminare tutte quelle variabili, delle quali non si possono stabilire i parametri.

L'influenza del sistema nervoso, che non si è mai sicuri di escludere completamento neanche con operazioni indaginose e gravissime, l'influenza delle variazioni di pressione in tutto il sistema vascolare periferico, i fenomeni complessi e mal noti del metabolismo organico, che continuano a prodursi nel resto dell' organismo e, modificando la crasi sanguigna, modificano continuamente la nutrizione del cuore e gli stimoli che gli pervengono, sono tante cause per cui l'indagine del cuore *in situ*, non si presta che allo studio di questioni speciali e ben limitate. Nel cuore isolato invece noi abbiamo un organo muscolare, che funziona con ritmo autonomo, nutrito dal suo sistema di vasi nutrizi, e nel quale possiamo determinare a nostro piacimento le condizioni di pressione e di temperatura. Ne deriva la possibilità di istituire mercè sua, in svariatissime direzioni, ricerche di indole generale e questo fatto è stato già riconosciuto da parecchi osservatori, che hanno saputo trarre buoni risultati da tale metodo sperimentale. Le presenti ricerche sono anch'esse condotte con lo stesso criterio, infatti io volli studiare l'influenza di qualche sostanza sul suore isolato, non già a scopo di studio farmacologico, ma sperando che la possibilità di introdurre, sopprimere o variare ad arbitrio i fattori extracardiaci dei fenomeni osservati mi concedesse un' analisi del loro determinismo propria a trarre conclusioni di una qualche larghezza.

Le sostanze che hd studiato appartengono alla serie dei corpi purinici, che hanno una importanza fisiologica ben nota; e fra questi corpi ho scelto la caffeina e la teobromina, che già da lungo tempo hanno richiamato l'attenzione dei fisiologi. L'azione fisiologica di queste due xantine metilate si esplica sul sistema nervoso, sull'apparechio uropoietico, sui muscoli scheletrici e sul cuore. Le due prime proprietà non entrano direttamente nell' argomento di cui ora mi sono occupato; e nella terza voglio scindere l'azione sui muscoli da quella sul cuore, giacchè non so fino a qual punto esse si prestino ad una trattazione comune (come aveva fatto ad. es. il FILEHNE) e mi limito a considerare l'azione cardiaca, che fu già essa stessa oggetto di numerose ricerche.

Prescindendo da quegli autori, che adottarono come materia di recerca il cuore di amfibi, ricordo che negli ultimi anni fu diligente-

mente studiata l'azione della caffeina e della teobromina anche sul cuore di mammifero.

K. Hedbom, nella cui memoria si trova anche la letteratura precedente sull' argomento, sperimentò sul cuore di coniglio e di gatto e precisamente sul cuore isolato: egli si valse di un apparecchio, che presenta qualche modificazione in confronto a quello originale del Langendorff [1]) facendo circolare attraverso le coronarie sangue diluito, al quale aggiungeva la sostanza in esame.

Egli trovò[2]) che la caffeina in dose adatta aumenta sempre la frequenza delle pulsazioni cardiache, ed anche la loro ampiezza; osservò anche un aumento nella velocità della circolazione coronaria ed ammette che questa, senze esser l'unica causa dell'aumentata attività cardiaca, possa contribuirvi. Nel 1900 il Bock studiò l'azione della teobromina e della caffeina sul cuore di coniglio, servendosi di un metodo proprio, per il quale il sangue circolava solamente attraverso il cuore ed i polmoni, ed il ventricolo sinistro lavorava contro una resistenza meccanica costante.

Secondo il Bock, 20—30 minuti dopo che l'animale è stato preparato nel modo da lui descritto, il sistema nervoso non ha più alcun'azione sulla funzione del cuore, e questo si comporta come il cuore di rana nell' apparecchio di William.[3])

Caffeina e teobromina avrebbero, secondo il Bock (4), un' azione eguale qualitativamente ed anche quantitativamente poco diversa; esse aumentano la frequenza del battito (per eccitazione dei gangli acceleratori cardiaci), ma diminuiscono l'ampiezza delle pulsazioni e l'elasticità del muscolo; in conseguenza di ciò si ha — particolarmente per grandi dosi — una diminuizione della pressione sanguigna. Nel cuore non isolato, per piccole dosi si avrebbe anche una diminuizione della frequenza. Secondo Cushny e van Naten (38) la caffeina determinerebbe un aumento nella frequenza ed una diminuzione nell' ampiezza del polso; l'azione acceleratrice dipenderebbe da influenza diretta sull' irritabilità del miocardio, verificandosi anche dopo il taglio dei Nn. accelerantes e dopo atropinizzazione.

Più recentemente il Santesson (29), colpito dalla discordia delle opinioni citate, ha cercato di rendersene una ragione studiando i rapporti, che passano tra l'azione della caffeina sul cuore e le varia-

---

[1]) Cfr. Hedbom (8) p. 151—154.

[2]) Hedbom (9) pag. 14.

[3]) Bock (3) p. 160 e 162.

zioni nella pressione sanguigna. Egli adottò il procedimento indicato da Johansson e Tigerstedt,[1]) consistente nel servirsi del pericardio come di un pletismografo per registrare le variazioni di volume del cuore e, studiando l'azione della caffeina sul cuore di coniglio, concluse che quest' organo sotto l'azione della caffeina, non solamente pulsa com maggiore frequenza, ma compie anche un lavoro maggiore giacchè risponde alle maggiori esigenze determinate dall'aumentata pressione sanguigna.

Come si vede le conclusioni alle quali giunsero i varii osservatori sono piuttosto discordi, ciò che si può attribuire in parte alla diversità delle condizioni sperimentali, nelle quali si erano posti, ed in parte alla difficoltà di analizzare l'influenza di alcuni fattori extracardiaci incompletamente posti fuori di giuoco.

Il metodo da me adottato per le mie esperienze, è quello del Langendorff, intorno al quale furono compiuti numerosi studii, per i quali possiamo dire che la tecnica non offre più incertezze; infatti per ciò che riguarda l'optimum delle condizioni necessarie ad un buon funzionamento del cuore io non ebbi che da seguire le indicazioni fornitemi da osservatori precedenti. Il liquido nutritivo, intorno alla composizione più opportuna del quale sperimentarono dal Ringer (24—26) in poi, l'Albanese (1), il Rusch (28), il Locke (17—18), il Derouaux (6), ed altri, fu da me sempre preparato secondo la formula, che il Locke indica come migliore (18) e che fu confermata tale anche da ricerche posteriori: e cioè su 1000 ccm. d'acqua distillata gr. 0,24 $CaCl_2$; 0,42 KCl; 0,1—0,3 $NaHCO_3$; 9,0 NaCl e 1 di glucosio. Il siero artificiale era naturalmente ossigenato prima di circolare attraverso il cuore ed è indicato col nome di liquido di Ringer-Locke. La pressione sotto la quale il liquido circola nelle coronarie del cuore, è di una grande importanza come risulta dalle ricerche di Herlitzka (11), giacchè variazioni anche piccole della pressione possono modificare il funzionamento del cuore;[2]) inoltre per ogni cuore vi è un optimum

[1]) Non è forse fuori di luogo ricordare che un metodo per lo studio delle variazioni cardiovolumetriche, assai somigliante a quello proposto poi da altri autori, ed anche a quello di Johansson e Tigerstedt, fu escogitato fin dal 1877 dallo Stefani, e comunicato all' accademia Med. Chirurg. di Ferrara con nota del 24 Novembre; alla quale seguì poi nel 1878 la più ampia descrizione nel lavoro „Intorno alle variazioni del volume del cuore ed alla aspirazione diastolica“ Mem. dell' Accad. Med. Chirurg. di Ferrara 1878.

[2]) Le osservazioni del Newell Martin (22) attribuirebbero invece alla pressione una importanza molto minore, tanto che egli afferma

di pressione, a cui corrisponde un ottimo di attività cardiaca. Ma poichè questo optimum varia da cuore a cuore, e stabilirlo ogni volta avrebbe significato utilizzare il cuore esclusivamente per cercare la pressione opportuna, ho adottato una pressione media di 50 mm. Hg. riconosciuta conveniente per il cuore di coniglio da numerosissime esperienze eseguite in questo Istituto, aumentando la pressione fino a 75 mm. Hg. per il cuore di cane. Del resto ciò che è essenziale è il conservare la pressione costante dal principio alla fine dell'esperienza, perchè non accada di attribuire alla sostanza studiata variazioni funzionali, che dipendono da variazioni nella pressione.

La influenza della temperatura fu studiata essa pure con diligenza parecchi autori: il NEWELL MARTIN (23) il LANGENDORFF (16) il NAWROCKI e finalmente l'HERLITZKA (12) hanno voluto determinare le temperature-limite, le temperature optimum, la relazione che lega le variazioni della temperatura con le variazioni della funzione cardiaca. Ma anche qui ciò che è importante per noi è la costanza della temperatura durante tutta l'esperienza; mentre fra 36° e 38° un cuore di mammifero funziona sempre regolarmente.

L'apparechio di cui mi sono servito, e che permette di soddisfare a queste condizioni d'esperienza, fu costruito dietro le indicazioni del Prof. ADUCCO; esso fu già usato in questo Istituto per altre ricerche, e fu descritto particolareggiatamente dal Dott. BRANDINI (37) al cui lavoro rimando il lettore. —

Gli animali d'esperienza furono il coniglio, il gatto, ed il cane: le sostanze cimentate furono: Caffeina purissima, e Teobromina purissima, fornite dalle case Th. SCHUCHARDT di Görlitz, ed E. MERCK di Darmstadt.

Comincio subito col riferire in forma tabellare alcune delle esperienze eseguite, dalle quali si vedono le modificazioni portate nel l'attività cardiaca facendo circolare attraverso il sistema coronario queste sostanze, sciolte a concentrazione diversa in liquido di RINGER-LOCKE.

---

che fra 25 e 140 mm di mercurio le variazioni di pressione non hanno azione diretta sulla frequenza delle contrazioni del cuore isolato di cane (cfr. 22 p. 39).

21 Giugno 1906. Esperienza III.[1])

Coniglio gr. 1600. Liquido di RINGER-LOCKE e soluz. di caffeina in R.-L. $\frac{N}{1164}$.

No. dell' Osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	15. 15'	—	—	Comincia l'esperienza; R.-L.
	— 18'—20'	82	14	Ampiezza costante, frequenza lentamente e regolarmente crescente.
	— 22'—23'	90	14	
2	— 24'	—	—	Faccio circolare la caffeina.
	— 24'—25'	90	14—12	Pulsus alternans.
	— 26'—26' 46"	117	10—5	
	— 26' 53"	—	—	Arresto del cuore.
3	— 27' 6"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale. Il cuore resta immobile un m' e 17", dopo di che ricomincia a pulsare crescendo regolarmente ampiezza e frequenza.
	— 33'—34'	49	5	
4	— 34'	—	—	Faccio passare la caffeina.
	— 35'—36'	40	4	
	— 37'	—	—	Arresto del cuore.

[1]) L'ampiezza e la frequenza sistolica, riferite in questa ed in tutte le tabelle seguenti, sono date dalla misura diretta del rispettivo tracciato. Quando nella colonna del tempo è indicato un intervallo, il numero delle contrazioni è quello che si conta nell' intervallo stesso (riferito, ove occorra, al m'); quando invece è dato un solo punto del tempo, la frequenza è quella che si conta in un intorno, a destra ed a sinistra, del punto stesso, corrispondente a 10"—15", e riferita poi al m'.

9 Luglio 1906. Esperienza X. Coniglio gr. 1550.

Liquido di Ringer-Locke, e soluzione di Caffeina $\frac{N}{1940}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 40'			Comincia l'esperienza. Circola R.-L. normale.
	— 46' - 48'	163	15	
	— 49'—50'	163	20—15—12	L'altezza delle pulsazioni è variabile, alternandosi regolarmente sistoli delle tre ampiezze indicate.
2	— 51'	—	—	Faccio circolare caffeina.
	— 51'—52'	146	20—16—11	Alternate.
	— 52'—53'	133	15—11	Alternate.
	— 54'—54' 30"	64	3	
3	— 54' 30"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 55'	92	5—3	Pulsus alternans.
	— 57'	128	2	
	— 59'	108	4—2	id. id.
4	17. — —	—	—	Faccio circolare caffeina.
	— 1'	66	1,5	
	— 2'	27	1	
5	— 2' 30"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 3'	42	1,5	

28 Giugno 1906. Esperienza VIII. Coniglio gr. 1300.

Liquido di RINGER-LOCKE e soluzione di caffeina in R.-L. $\frac{N}{2328}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 8'	—	—	Comincia l'esperienza. R.-L.
	— 12'	160	15	Funziona regolarmente.
2	— 12' 20"	—	—	Faccio circolare la caffeina.
	— 13'	160	10	
	— 14'	148	1	Il cuore si arresta subito.
3	— 14' 48"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale; dopo 12" si hanno i primi lievissimi accenni di contrazioni.
	— 16'	60	4—2	Pulsus alternans.
	— 16' 10"	120	4	Regolare.
	— 17'	120	6	
	— 19'	140	10	
4	— 21' 33"	—	—	Faccio circolare la caffeina.
	— 22' 35"	95	7—5	Alternate, rapidamente decrescenti. Arresto del cuore.
	— 23' 45"	—	—	
5				Faccio circolare nuovamente liquido normale, ed il cuore comincia a riprendere, ma assai debolmente dopo 5'.

11 Luglio 1906. Esperienza XIII. Coniglio gr. 1000.

Liquido di RINGER-LOCKE, e soluzione di caffeina in R.-L. $\frac{N}{3880}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 2'	—	—	Comincia l'esperienza; circola R.-L. normale.
	— 4'	146	27	
	— 5'	146	27	
	— 6'	146	27	
2	— 6'	—	—	Si fa circolare la soluz. di caffeina. L'azione del veleno comincia a manifestarsi dopo 7".
	— 6' 30"	144	22	
	— 7'	144	17	
	— 8'	144	24	
	— 9'	72	12	
	— 10'	140	10	
	— 13'	140	19	
3	— 14'	—	—	Si fa circolare R.-L. normale.
	— 15'	148	20	
	— 16'	148	20	
				Durante il resto dell' esperienza si fa circolare caffeina a concentrazioni diverse.

20 Luglio 1906. Esperienza XXII. Coniglio gr. 1200.

Liquido di RINGER-LOCKE e soluzione di caffeina in R.-L. $\frac{N}{970}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 45'	204	29	Comincia l' esperienza.
	— 48'—49' 30"			
2	— 49' 30"	—	—	Si fa circolare la soluzione di caffeina.
	— 49' 45"	210	24	
	— 50'	210	29	Aumento di ampiezza di brevissima durata.
	. . . .		. . .	. . . .
3	— 56'	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 58'	210	29	
	— 59'—60'	210	19	
4	17. 1' 15"	—	—	Si fa circolare caffeina.
	— 1' 35"	140	18—13	Pulsus alternans.
	— 2' 5"	118	14	
	— 3'	118	16	Si stabilisce un' attivà regolare fino alle 17. 5' 18".
5	— 5' 18"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 6' 30"	122	22—17	Alternate.
6	— 10' 10"	—	—	Faccio passare caffeina.
	— 11' 5"	—	—	Arresto del cuore. Dopo una pausa di 27" si fa circolare il liquido normale.
7	— 11' 32"	—	—	Faccio passare R.-L. Dopo 16" si ha un primo gruppo di 4 sistoli, al quale succedono altri gruppi a sempre più brevi intervalli, finchè l' attività si fa del tutto regolare.
	— 17'	54	14	
8	— 19'	—	—	Faccio circolare caffeina.
	— 19'—20'	32	10	Attività irregolarissima, pause di perfino 20".

21 Luglio 1906. Esperienza XXIII. Coniglio gr. 1600.

Liquido di RINGER-LOCKE, e soluzione di caffeina in R.-L. $\frac{N}{388}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazionii n mm.	Commenti
1	10. 25'	164	17	Circola liquido di RINGER-LOCKE
	— 26'	166	16	
2	— 26' 18"	—	—	Si fa passare la soluzione di caffeina.
	— 27'	166	14	
	— 28'	168	13	
	— 28' 30"	98	9	
	— 29' 30"	36	6	A questo punto il cuore comincia a riprendere la propria attività normale aumentando gradatamente ampiezza e frequenza finchè in 5' acquista un' attività pari a quella iniziale.
3	— 35' 10"	—	—	Si fa passare R.-L. normale.
	— 35' 30"	204	22	
	— 37'	202	22	
	— 37' 50"	200	15	
4	— 38'	—	—	Si fa passare la soluzione di caffeina.
	— 39'	192	11	
5	— 43'	—	—	Si fa passare R.-L. normale.
	— 43' 30"	200	11	L'attività cardiaca comincia a diminuire lentamente e regolarmente.
	— 49'	160	6	
6	— 50'	—	—	Si fa passare la soluzione di caffeina.
	— 51' 30"	160	4	
7	— 52'	—	—	Si fa passare R.-L. normale.
	— 55'	152	5	

8 Agosto 1906. Esperienza XXVIII. Coniglio gr. 1100.

Liquido di Ringer-Locke e soluzione di caffeina in R.-L. $\frac{N}{1152}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 33'	—	—	Comincia l'esperienza; circola liquido di Ringer-Locke.
	— 40'	76	14—15	Pulsus alternans.
2	— 40' 30"	—	—	Faccio circolare la caffeina.
	— 41'	48	12—11,5	Pulsus alternans.
	— 45'	40	6	
	— 46'	36	5	
3	— 46' 30"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 48'	44	6,5	
	— 50'	48	7	
	— 51'	52	7	
4	— 51' 20"	—	—	Faccio circolare la soluzione di caffeina.
	— 53'	44	5	
	— 53' 7"	—	—	Arresto del cuore.
	— 53' 40"	—	—	Si fa circolare liquido normale; il cuore riprende poco dopo la sua attività che si mantiene però in forma periodica. Durante i periodi la frequenza massima è di 50 al m', con un' ampiezza di 5 mm.

11 Luglio 1906. Esperienza XIV. Coniglio gr. 1300.

Liquido di Ringer-Locke, e soluzione di teobromina in R.-L. $\frac{N}{1080}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza della pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 29'	—	—	Comincia l'esperienza; circola liquido di Ringer-Locke.
	— 30'	139	30—18	Contrazioni di ampiezza alternata ma di frequenza uniforme.
	— 31'	139	30—18	
	— 32'	148	25—18	
2	— 32' 10"	—	—	Faccio circolare teobromina.
	— 33'—34'	104	11—9	Si fa irregolare anche la frequenza.
	— 35'—36'	84	8	
	— 37'—38'	83	6	
3	— 38' 10"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale. Dopo un minuto di attività irregolare, il cuore va regolarizzando la frequenza delle sue contrazioni; che si mantengono però di altezza alternata.
	— 40'	186	15—12	
	— 41'	200	16—12	
4	— 41' 12"	—	—	Faccio passare la soluzione di teobromina; per 20" la attività resta immutata, quindi si ha un aumento transitorio (16") dell' ampiezza.
	— 41' 32"—48"	200	21—19	
	— 41' 48"—42"	95	16	
	— 42'	—	—	Pausa di 10".
	— 43'	48	10	Dissociazione delle sistoli ventricolari ed auricolari.
	— 45'—46'	64	7	
5	— 46'	—	—	Faccio passare liquido di R.-L. normale.
	— 47'	192	6	
	— 48'	192	6,5	
	— 49'	190	6,5	L'esperienza continua con gli stessi risultati.

14 Luglio 1906. Esperienza XVI. Coniglio gr. 1000.

Liquido di RINGER-LOCKE, e soluzione di teobromina in R.-L. $\frac{N}{1080}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 7'	—	—	Comincia l'esperienza; circola R.-L.
	— 9'	145	27	
2	— 9' 30"	—	—	Si fa passare la soluzione di teobromina.
	— 10'	130	17	
	— 11'	60	10	
	— 11' 10"	—	—	Arresto del cuore.
3	— 11' 35"	—	—	Si fa passare R.-L. normale. Il cuore ricomincia a pulsare dopo 25".
	— 13'	85	10	
	— 14'	140	23	
	— 15'	140	25	
4	— 15' 10"	—	—	Faccio passare la soluzione di teobromina.
	— 16'	140	19	L'ampiezza delle pulsazioni va a questo punto crescendo fino a raggiungere un massimo di 27 mm. per la durata di pochi secondi, per diminuire poi rapidamente.
	— 17'	—	—	Arresto del cuore.
5	— 17' 15"	—	—	Faccio passare R.-L. normale.
	— 17' 50"	—	—	Ricominciano le contrazioni.
	— 18'	155	10—13	Pulsus alternans.
	— 19'	155	10—13	Alle 16. 22' si fa circolare per la 3ª volta teobromina la quale in 2' determina l'arresto del cuore che riprende a pulsare quando si fa circolare nuovamente liquido normale di R.-L.

20 Luglio 1906. Esperienza XXI. Coniglio gr. 1500.

Liquido di Ringer-Locke e soluzione di teobromina in R.-L. $\frac{N}{2160}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	15. 18'			Comincia l'esperienza; circola
	— 19'	180	20	liquido normale di R.-L.
2	— 19' 40"	—	—	Si fa circolare soluzione di
	— 20'	180	20	teobromina.
	— 20' 20"	174	19	
	— 21'	170	21	Fugace aumento d'ampiezza
	— 22'	148	18	accompagnato a rarefazione.
. . . . . .	. . .	. . . .	. . . .	
3	— 27'	168	18,5	(Circola R.-L. normale.)
	— 29'	162	18	
	— 27'			
4	— 29' 30"	—	—	Si fa circolare soluzione di
	— 30'	144	16	teobromina.
	— 31'	156	15	
	— 32'	162	16,5	
	— 34'	180	17	
5	— 34' 30"	—	—	Si fa circolare R.-L. normale.
	— 35' 30"	186	17	

23 Luglio 1906. Esperienza XXV. Coniglio gr. 1000.

Liquido di RINGER-LOCKE e soluzione di teobromina in R.-L. $\frac{N}{720}$.

No. dell' osservazione.	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	15. 51'	—	—	Comincia l' esperienza; circola liquido di R.-L. normale.
	— 54'	100	7	
2	— 55'	48	—	Si fa circolare teobromina.
	— 56'—57'	—	6—4	
	— 57' 40"	—	—	Arresto del cuore.
3	— 58'	—	—	Si fa circolare R.-L. normale. Le pulsazioni si mantengono periodiche e rare per i primi 2', poi vanno aumentando gradatamente.
	16—16. 2'	39	3—5	
	— 2'—3'	54	5	

7 Agostò. Esperienza XXVII. Coniglio gr. 1300.

Liquido di Ringer-Locke, e soluzione di teobromina in R.-L. $\frac{N}{540}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	15. 45'	—	—	Comincia l'esperienza; circola liquido di R.-L. normale.
	— 49'	164	22	
2	— 49' 45"	—	—	Si fa circolare la soluzione di teobromina.
	— 50'	144	17	
	— 50' 30"	132	9	Ampiezza rapidamente decrescente fino a 5 mm.
	— 51'	—	—	Pausa di 12".
	— 51' 30"	84	2	
3	— 52'	—	—	Si fa circolare R.-L. normale.
	— 53'	92	16	
	— 54'	144	16—17	
4	— 54' 30"	—	—	Si fa circolare teobromina.
	— 55'	144	16	
	— 56'	102	4,5	
	— 57'	84	2	
	— 58'	80	1,5	
5	— 58' 25"	—	—	Si fa passare R.-L. normale.
	- 59' 25"	84	5	
	16. — —	84	7	
	— 1'	120	8	
6	— 3'	—	—	Faccio circolare teobromina.
	— 4'	130	4,5	
	— 5'	—	1,5	Frequenza periodica irregolare.
	— 6'	88	1	Frequenza regolare.
7	— 7'	—	—	Faccio passare liquido R.-L. normale.
	— 8'	90	2,5	
	— 9'	100	4	

Un primo sguardo al risultato delle mie esperienze, mostra che la caffeina e la teobromina sciolte nel liquido nutritivo, che abbiamo riconosciuto idoneo a mantenere un normale funzionamento nel cuore isolato, esercitano su quest' organo un' azione evidentemente deprimente.

Infatti, quando nel sistema coronario comincia a circolare la soluzione delle sostanze in esame, si nota una diminuizione dell'ampiezza ed una diminuizone della frequenza sistolica. Talvolta questa diminuizone è così accentuata da condurre ad un arresto del cuore, arresto che per lo più cessa quando il cuore torni ad essere irrorato dal liquido normale, ma che tal volta rappresenta la morte dell' organo, quando esso era stanco per una prolungata attività in condizioni anormali o per ripetute somministrazioni di veleno. L'arresto del cuore si può vedere nelle esperienze (III, VIII, XVI, XXII, XXV). Talvolta, è vero, alla somministrazione di veleno segue un aumento nella frequenza delle pulsazioni, ma esso è accompagnato da una diminuizione dell' ampiezza, talchè il lavoro meccanico compiuto dal cuore in queste condizioni risulta minore del normale.[1]) Da questo punto di vista dunque sarebbe confermata semplicemente l'osservazione del BOCK (4) di cui ho fatto cenno. Ma si noti: che nelle mie esperienze, abbastanza numerose, l'aumento della frequenza non è stato osservato che poche volte, e precisamente nell' Esper. XXIII, Osservazione No. 2 (Soluz. di Caffeina $\frac{n}{388}$), nella XXII, Osservazione No. 2 (Soluz. caffeina $\frac{n}{582}$); che l'aumento della frequenza non si è manifestato che alla 1ª somministrazione di sostanza, mentre alle successive somministrazioni si è avuto l'abbassamento consueto; e che finalmente facendo circolare nuovamente il liquido normale, non si ha quella diminuizione di frequenza, che dovrebbe manifestarsi se il fenomeno prima osservato fosse stato un effetto specifico dell' alcaloide. E non si deve dimenticare che sperimentando sul cuore isolato, è necessario procedere con cautela prima di attribuire senz' altro ad un determinato agente una determinata variazione nella funzione dell' organo. Noi abbiamo infatti sott' occhio un organo che, se è sottratto all' influsso dell' innervazione centrale è pur sempre provvisto dei suoi gangli autonomi, i quali possono essere stimolati da qualche variazione intima dei tessuti, che sfugge alla

[1]) Un' idea, solamente comparativa, delle variazioni nel lavoro compiuto si può avere moltiplicando l'altezza delle contrazioni per il loro numero nell' unità di tempo, in diversi momenti dell' esperienza.

nostra osservazione; e prima di venire ad una conclusione, sulla genesi di un fenomeno bisogna averlo osservato con una certa costanza per una serie di esperienze, nelle medesime condizioni. Ma un criterio più semplice e più sicuro di giudizio ci è dato dal continuare o dal cessare del fatto osservato quando si muti nuovamente il liquido circolante nel cuore. Un aumento od una diminuizone nell' ampiezza, nella frequenza, nel lavoro fornito dal cuore possono essere attribuiti, ad es. all' azione dalla caffeina, solo quando facendo circolare nuovamente il liquido normale si determini il fenomeno inverso. Questa osservazione era già stata fatta dall'Hedbom; ma dove non posso assentire con lui è nell' ammettere invece che un aumento nell' attività dell' organo debba senz' altro attribuirsi all' azione della sostanza in esame, perchè un aumento spontaneo non si verifica quasi mai.[1] Io invece, studiando la funzione del cuore isolato in condizioni apparentemente uguali dal principio alla fine dall' esperienza, ho potuto accertare che non di rado si nota uno spontaneo aumento della sua attività: intendendo per spontaneo un fenomeno del quale ci sfugge il momento causale. Invece altre considerazioni devono esser tenute presenti nell' analisi dei tracciati forniti dal cuore isolato: bisogna cioè ritenere che la funzione dell' organo è generalmente in via di diminuzione più o meno rapida dal principio alla fine dell' esperienza; un agente qualsiasi può esercitare la sua azione eccitante anche senza manifestare un reale aumento del lavoro, ma solo in quanto ne impedisce o ne ritarda la diminuzione progressiva.

D'altra parte ho spesso osservato che uno stimolo, cadendo sull'organo in funzione, può determinare una reazione, lieve e transitoria, di carattere antagonistico a quella che gli è propria. Così un agente stimolante può immediatamente dar luogo ad una leggera depressione, e viceversa. Senza voler ora entrare nella discussione di questi fenomeni accessori, mi basta accennare che essi non debbono trarci in inganno nell' interpetrare la vera azione del fattore studiato, azione che si manifesta in modo ben più energico e duraturo.[2]

Fatte queste brevi osservazioni, al solo scopo che non si possa, dall' osservazione di qualche fatto isolato e passeggero, come quelli

---

[1]) Hedbom (9) p. 157.

[2]) Si osservi, tra questi fenomeni accessorii, l'aumento di frequenza riferito all' Osservaz. 2 dell' Esperienza III, il quale ha luogo dopo 2 minuti di diminuita attività cardiaca, si accompagna a notevolissima diminuzione dell' ampiezza sistolica, e precede immediatamente l'arresto del cuore. L'azione complessiva della caffeina non cessa d'essere deprimente.

che ho espressamente riferiti dalle Esperience XXII e XXIII, sollevare obbiezioni al risultato generale delle mie ricerche, accenno alle concentrazioni nelle quali ho usato le sostanze da me studiate. Ho esperimentato cioè la caffeina e la teobromina in concentrazioni varie da $\frac{n}{388}$ ad $\frac{n}{3880}$: in questo intervallo sono comprese largamente, le concentrazione usate dagli sperimentatori precedenti, dei quali però nessuno ha espresso la concentrazione molecolare della sostanza usata, accontentandosi alcuni di darne la concentrazione in peso, altri la dose in centigrammi somministrata all' animale.

La intensità d'azione delle due xantine metilate, varia in funzione della loro concentrazione molecolare; non è qui però il luogo d'insistere su questa relazione, della quale farò cenno espressamente in una prossima nota; mi basta per ora enunciare il risultato generale di questo primo gruppo di esperienze, secondo le quali, la caffeina e la teobromina circolando sciolte in liquido di Ringer-Locke, attraverso il sistema coronario di un cuore isolato, esercitano una spiccata azione deprimente sulla sua attività.

Resta ora da spiegare la diversità tra le mie osservazioni, e quella degli autori precedenti, i quali tutti — salvo diversità di forma e di grado — hanno riconosciuto alla caffeina un' azione eccitante sul cuore; e cercandone la ragione nelle differenze di metodo ho cominiciato col vedere se l'aver io adoperato la base purinica stessa invece dei suoi sali, come aveva fatto alcuno,[1]) potesse giustificare l'esito delle mie esperienze. Ma avendone ripetute alcune con soluzioni di citrato di caffeina (di Schuchardt) ho visto che esse si comportano nell' identico modo. Riferisco come esempio una sola esperienza:

(v. tabella p. 489.)

Una differenza invece più essenziale consiste in questo, che io somministravo il veleno sciolto in liquido di R.-L., mentre gli altri osservatori — anche Hedbom, che studiò il cuore isolato — lo sciogllievano in sangue più o meno diluito. Pensando che nella presenza del sangue, o meglio in una sua azione sulla base purinica, potesse risiedere la causa della strana discordanza, ho provato a far circolare attraverso il cuore caffeina e teobromina sciolte in sangue dell' animale stesso diluito in liquido di R.-L. Il risultato fu che

[1]) Santesson (29) usò benzoato di sodio e caffeina; così pure Hedbom. Il Loeb (19) sperimentò anche il teobrominato di sodio.

9 Agosto 1906. Esperienza XXX. Coniglio gr. 1250.

Liquido di Ringer-Locke e Caffeinum citricum pur. 1:6000. Temperatura della camera dell' apparecchio 37,5°; della canula 37°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	10. 30'	—	—	Comincia l'esperienza; circola L.-R.
	— 31'	128	10	
2	— 31' 25"	—	—	Faccio circolare citrato di caffeina.
	— 31' 45"	128	7	
	— 32' 15"	52	3	
	— 32' 40"	—	—	Pausa di 10".
3	— 32' 50"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 33' 30"	128	4 – 5	Pulsus alternans.
	— 34'	128	4,5	Polso regolare per 2'; seguono alcuni minuti di attività irregolare, dopo di che si regolarizza nuovamente.
	— 43'	100	5,5	
4	— 43' 25"	—	—	Faccio circolare citrato di caffeina.
	— 44' 20"	—	—	Arresto del cuore.

ambedue le sostanze, sciolte nel sangue, spiegarono un' azione intensamente eccitante, aumentando notevolmente il lavoro compiuto dal cuore. Riferisco qui solamente un' esperienza dalla quale si può confrontare l' azione, che ebbero sul medesimo cuore sia ripetute somministrazioni di Caffeina in sangue, sia quelle di caffeina in R.-L.

14 Decembre 1906. Esperienza XXXI. Coniglio gr. 1400. Liquido di RINGER-LOCKE. Sangue defibrinato dell' animale stesso diluito in liquido di R.-L. a $\frac{1}{5}$. Caffeina in R.-L. $\frac{n}{1746}$ Caffeina in sangue diluito $\frac{n}{1746}$.

Temperatura 37,5°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 40'	—	—	Comincia l'esperienza; circola liquido di R.-L. normale; attività regolare del cuore per 10'.
	— 50'	144	7	
2	— 50' 30"	—	—	Faccio passare la soluzione di caffeina in sangue.
	— 51' 30"	148	14	
	— 52'	146	20	
	— 53'	146	22	
	— 54'	140	17	
3	— 55'	—	—	Faccio passare liquido R.-L. normale.
	— 58'	118	5	
	17. 3'	132	7	
	— 3' 40"	132	7	
4	— 4' 40"	—	—	
	— 5'	132	14	Faccio passare la soluzione di caffeina in sangue.
	— 7'	132	15	
	— 9'	132	14	
5	— 9' 30"	—	—	
	— 11'	120	10	Faccio circolare liquido di R.-L. normale.
	— 13'	108	7	
6	— 14'	—	—	
	— 15'	112	11	Faccio passare la soluzione di caffeina in sangue.
	— 16'	136	14	
	— 17'	102 / 138	15	A periodi alternati delle frequenza di 102 e 138 rispettivamente.
	— 20'	102	13	

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
7	17. 22' 30"	—	—	Faccio passare R.-L. normale.
	— 25' 30"	82	5	
	— 28'	92	5	
8	— 29'	—	—	Faccio passare la soluzione di caffeina in sangue.
	— 30'	100	9	
	— 31'	100	10	Regime costante per 8'.
9	— 39'	—	—	Faccio circolare la soluzione di caffeina in liquido di R.-L.
	— 42'	84	5	
. . . . . .	. . .	. . . . .	. . .	. . . .
	— 51'	80	8,5	(Circola R.-L. normale.)
10	— 53'	—	—	Faccio passare la soluzione di caffeina in R.-L.
	— 55'	46	5	
	— 57'	40	3	
	— 57' 20"	—	—	Arresto del cuore.
11	— 58'	—	—	Faccio circolare la soluzione di caffeina in sangue.
	— 59'	16	1,5	
	18. 2'	44	5	
	— 4'			Finisce l'esperienza.

Da questa esperienza appare chiarissima l'azione eccitante della caffeina quando essa è portata in circolo da un veicolo contenente sangue defibrinato; azione antagonistica a quella ch'essa manifesta se circola nel sistema coronario sciolta nel liquido nutritivo artificiale. Questa diversità potrebbe dipendere dall' influsso benefico esercitato sulla funzione cardiaca dal sangue stesso, il quale — per quanto diluito — metterebe il cuore in condizioni più simili a quelle fisiologiche grazie alle sue proprietà fisiche e chimiche (viscosità, sostanze proteiche del siero e via dicendo). Ma esperienze preliminari mi avevano convinto che, se l'aggiunta di sangue al liquido di Ringer-Locke, migliora sensibilmente le sue qualità nutritive, ed aumenta il lavoro

fornito dal cuore e particolarmente la regolarità del suo funzionamento l'aumento di lavoro è però molto meno pronunziato di quello che provocano la caffeina o la teobromina sciolte in sangue. Meglio però di queste osservazioni, fatte su cuori diversi, ci persuade qualche esperienza, nella quale si può paragonare la funzione dello stesso cuore durante il passaggio di Caffeina o teobromina sciolte in sangue parimenti diluito. Ecco ad esempio, in forma tabellare, una esperienza di questo genere.

22 Decembre 1906. Esperienza XXXIII.

Cane lupetto maschio. Kgr. 11,200. Dissanguato dalla carotide destra; il sangue defibrinato si diluisce a $\frac{1}{5}$ con liquido di RINGER-LOCKE, ad una parte di questo sangue diluito si aggiunge Caffeina, nella concentrazione $\frac{n}{2328}$. Temperatura 37,5°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'	Ampiezza delle pulsazioni in mm	Commenti
1	16. 10'	—	—	Comincia l'esperienza. Circola liquido normale di R.-L. Il cuore da prima immobile comincia qualche contrazione rara e poco energica.
2	— 18'	—	—	Faccio passare sangue diluito.
	— 19'	5	23	
	— 22'	4	26	
	— 27'	—	—	Pausa.
3	— 28'	—	—	Faccio passare la soluzione di caffeina in sangue diluito. Ampiezza e frequenza uniformemente crescenti.
	— 29'—30'	16	33—45	
	— 32'	50	51	
	— 36'	48	44	
4	— 36' 20"	—	—	Faccio passare sangue diluito.
	— 38'	21	32	
	— 42'—43'	50	29	
	— 43'	—	—	Faccio passare la soluzione di caffeina in sangue diluito.
	— 43' 30"	84	29	
	— 45'	108	40	
	— 47'	130	35	

Da questa esperienza resta eliminato il dubbio, che l'aumento di lavoro osservato dopo il passaggio di caffeina possa attribuirsi al sangue, che le fa da veicolo, giacchê il sangue stesso diluito ugualmente, ma normale, ha un' azione evidentemente sfavorevole in confronto di quello dove è sciolto l'alcaloide.

In presenza del sangue le basi puriniche in questione subiscono dunque, assai probabilmente, una modificazione chimica per la quale, da sostanze deprimenti, sono trasformate in eccitanti della funzione cardiaca.

Che le basi puriniche in generale ed in particolare le xantine metilate fossero nel loro passaggio attraverso l'organismo sottoposte ad una scissione molecolare più o meno completa, era già noto. Le ricerche dell' Albanese (2) e quelle contemporance di Bondzynski e Gottlieb (5) mostrano che caffeina e teobromina si trasformano nell' organismo, almeno in parte, in metilxantina; così quelle più recenti di Krüger e Schmidt (13) hanno messo in luce altri interessanti particolari su queste trasformazioni, relativi al comportamento dei diversi metili della caffeina e della teobromina; ed hanno mostrato che anche la teofillina, somministrata ad un cane perde uno dei suoi metili, e precisamente quello corrispondente alla posizione 1, sicchè quella parte che ricompare inalterata nelle urine, vi compare sotto forma di 3 — metilxantina. Ma sulla sede di queste scissioni molecolari nulla si sapeva di preciso. Ora noi possiamo credere che le sostanze di cui ci occupiamo comincino ad essere modificate nella loro costituzione molecolare appena entrano in circolo, e d'altra parte questa modificazione ci appare immediatamente vantaggiosa all' organismo come quella che trasforma una sostanza deprimente in una sostanza eccitante.

Per ciò che riguarda la natura di questa modificazione chimica esercitate dal sangue, mi è sembrato a priori che non dovesse consistere in quella perdita dei gruppi metilici della quale abbiamo già fatto cenno. In fatti abbiamo già veduto che questo distacco non avviene che per una parte della sostanza introdotta. Secondo Bondzynski e Gottlieb,[1]) 19 $^0/_0$ della teobromina introdotta si ritrova immodificata nelle urine, e secondo il Rost [2]) dopo somministrazione di caffeina un quarto ne ricompare nelle urine, e della teobromina e perfino un terzo. Le cifre dell' Albanese sono probabilmente tropo basse, ma anch' egli riconobbe che di teobromina passa nell' urina quantità maggiore che di caffeina.

---

[1]) Cfr. (5) p. 53.

[2]) Rost (27) p. 71.

Della teofillina, il 17,7 % lascia l'organismo immodificata [1]). È dunque poco probabile che la modificazione subita dalla molecola della base xantinica in presenza di sangue sia cotesta: non solo perchè una trasformazione così incompleta lascerebbe sempre modo alla parte di sostanza immodificata di palesare la sua azione caratteristica; ma perchè una trasformazione, che ha luogo incompletamente durante il lungo passagio attraverso l'organismo, non può essere la reazione che ha luogo con tanta rapidità in vitro nelle nostre esperienze. Anche altre considerazioni, che facilmente possono presentarsi alla mente di tutti, mi hanno consigliato di cercare in altra direzione una interpetrazione dei fatti osservati, e come ipotesi più semplice, mi si è affacciata quella che in presenza del sangue la base xantinica avesse subito processi di ossidazione o di riduzione, capaci di modificarne l'attività fisiologica.

È noto che noi dobbiamo al TAFEL ed al BAILLIE un metodo di riduzione elettrolitica, che permette di ottenere buoni risultati in parecchi casi nei quali riescono insuffienti gli altri mezzi di riduzione.

Con tale metodo, sulla cui descrizione non è qui il luogo di estendersi, ma che è stato ampiamente esposto dal TAFEL stesso (31), si è giunti a possedere numerosi prodotti di riduzione dei composti della serie purinica, nei quali è sostituito da idrogeno l'ossigeno in posizione 6 del nucleo purinico. Fra queste sostanze, chiamate dal TAFEL idropurine, interessano al caso mio quelle derivanti dalla riduzione di caffeina e di teobromina.

La prima fu ottenuta da TAFEL e BAILLIE (34) e chiamata desossicaffeina, la seconda fu descritta pure dal TAFEL (32) col nome di desossiteobromina.

La reazione, secondo cui si hanno questi corpi, è semplicissima:

$$\underbrace{C_8H_{10}N_4O_2}_{\text{Caffeina}} + H_4 = \underbrace{C_8H_{12}N_4O}_{\text{Desossicaffeina}} + H_2O$$

e

$$\underbrace{C_7H_8N_4O_2}_{\text{Teobromina}} + H_4 = \underbrace{C_7H_{10}N_4O}_{\text{Desossiteobromina}} + H_2O$$

La formula di costituzione fu parimenti determinata dal medesimo autore per la prima come 1. 3. 7. trimetil 2. ossi — 1. 6 di — idropurina (TAFEL e BAILLIE (34))

```
CH3N — CH2
 |      |   /CH3
 CO     C—N<
 |      ||   >CH e la seconda come:
CH3N — C—N//
```

[1]) KRÜGER e SCHMIDT (13) p. 12.

3. 7. dimetil — 2 — ossi — 1. 7 di idropurina.

```
       NH — CH₂
       |    |   ,CH₃
       CO   C—N<
       |    ||  \CH
     CH₃N — C—N//
```

Allo scopo dunque di determinare se il sangue possa avere un' azione riducente sulle xantine metilate, e se questa riduzione sia capace di spiegare la diversa loro azione in liquido di R.-L. ed in sangue, ho voluto sperimentare l'azione della desossicaffeina e della desossiteobromina sul cuore isolato. Le sostanze in parola mi furono fornite dalla cortesia della ditta Boehringer & Soehne,[1]) ed il risultato delle esperienze si può vedere dalle seguenti tabelle, dove riferisco qualche esempio tratto dai miei protocolli.

31 Maggio 1907. Esperienza XXXV. Coniglio gr. 1600.

Liquido di Ringer-Locke e desossiteobromina in R.-L. $\frac{N}{996}$.

Temperatura nella camera dell' apparecchio 37,5°; nella canula 37,5°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	18. 42'			Comincia l'esperienza; circola liquido di R.-L. normale.
1	— 43'	176	19	
1	— 45'	176	13	
2	— 45' 15"	—	—	Faccio circolare la soluzione di desossiteobromina; continua per 45" la diminuzione di ampiezza già in corso, la frequenza aumenta subito.
2	— 46'	180	10	
2	— 47'—48'	204	14	
2	— 48' 15"	204	15	
2	— 49'	212	18	
3	— 49' 10"	—	—	Faccio circolare R.-L. normale. Comincia subito a decrescere lentamente e regolarmente.
3	— 52'	180	16	
	— 42' 30"	—	—	Si fa passare desossiteobromina.
	— 53' 30"—54'	200	20	
				L'esperienza continua.

[1]) La ditta C. F. Boehringer & Soehne, di Mannheim-Waldhof, ha il brevetto per il processo di Tafel per la riduzione delle basi xantiniche.

5 Giugno 1907. Esperienza XXXVIII. Coniglio gr. 1200.

Liquido di RINGER-LOCKE e soluzione di desossiteobromina in R.-L. $\frac{N}{498}$.

Temperatura nella camera dell' apparecchio 37,5°; nella canula 37,5°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Osservazioni
1	11. 38′	—	—	Comincia l'esperienza. Circola liquido di R.-L. normale.
	— 40′—40′ 30″	212	19	
2	— 40′ 30″	—	—	Faccio circolare la soluzione di desossiteobromina.
	— 40′ 45″	228	21,5	
	— 41′	230	23,5	
3	— 43′	—	—	Faccio circolare R.-L. normale.
	— 44′ 45″	212	7,5	
4	— 45′	—	—	Si fa passare la soluzione di desossiteobromina.
	— 46′	212	8	. . . L'esperienza continua.

19 Giugno 1907. Esperienza XLIII. Gatto gr. 2600.
Liquido di Ringer-Locke, soluzione di caffeina, e soluzione di desossicaffeina in R.-L. $\frac{N}{2240}$.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 41'			Comincia l'esperienza; circola liquido di R.-L. Funzionamento regolare.
	— 42' 30"	136	15	
2	— 43'	—	—	Faccio passare la soluzione di desossicaffeina.
	— 43' 30"	136	19	
	— 45'	130	18,5	
3	— 45' 45"	—	—	Faccio passare la soluzione di caffeina.
	— 46'	96	12,5	
	— 47'	96	12,5	
	— 49'	90	9,5	
4	— 49' 15"	—	—	Faccio circolare desossicaffeina.
	— 50' 15"	90	11	
	— 51'	96	14	
	— 52'	120	16	
	— 54'	136	16,5	
5	— 55'	—	—	Faccio passare liquido di R.-L.
	— 57'	102	12	
6	— 57' 10"	—	—	Faccio circolare la soluzione di caffeina.
	— 58'	90	9	
	17. 2'—4'	. . .	9—6—4	Funzionamento irregolarissimo per frequenza, e per altezza delle contrazioni.

Le descritte esperienze mostrano il fatto degno di nota, che la desossicaffeina e la desossicaffeina sciolte in liquido di R.-L., hanno una pronunziata azione eccitante sul cuore.

Coordinando i fatti fin qui osservati, si può dunque asserire;

a) che la caffeina e la teobromina, sciolte in liquido di R.-L., hanno un' azione deprimente sul cuore;

b) che le stesse sostanze, in presenza di sangue defibrinato (arterializzato), hanno azione eccitante sul cuore;

c) che i loro prodotti di riduzione elettrolitica, sciolti in liquido di R.-L., hanno un'azione eccitante sul cuore;

ciò è a dire che le due basi puriniche in questione assumono in presenza di sangue proprietà fisiologiche simili a quelle delle corrispondenti idropurine.

A questo punto, tralasciando per brevità di riferire per esteso le altre esperienze fatte con desossicaffeina e desossiteobromina in liquido di R.-L. riporto senz' altro il risultato di alcune esperienze riassuntive, nelle quali ho fatto agire successivamente sul medesimo cuore, per poterli meglio paragonar fra loro, il liquido di R.-L., il sangue diluito, e la base purinica, ridotta e non ridotta, in presenza di sangue ed in liquido di R.-L. semplice.

21 Giugno 1907. Esperienza XLVIII. Coniglio gr. 1250. Liquido di RINGER-LOCKE; Sangue diluito in R.-L. al 3 %; Caffeina in liquido di R.-L. $\frac{N}{1100}$, e caffeina in sangue dilutio $\frac{N}{1100}$; Desossicaffeina in liquido di R.-L. $\frac{N}{1100}$ e desossicaffeina in sangue diluito $\frac{N}{1100}$. Temperatura della camera dell' apparecchio 37,5°; nella canula 37,5°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	10. 58'	—	—	Comincia l'esperienza; circola
	— 59'	150	18	liquido di RINGER-LOCKE.
2	— 59' 10"	—	—	Faccio passare la soluzione di
	11. 2'	162	25—24	desossicaffeina in R.-L.
3	— 2' 12"	—	—	Comincia a passare la soluzione
	— 3'	162	26	di desossicaffeina in sangue.
	— 5'	230	30	
	— 7'	216	28	
4	— 7' 20'	—	—	Faccio circolare sangue diluito.
	— 7' 30"	204	20	L'abbassamento è immediato.
. . .	. . .	. . .	. . .	. . .
5	— 16'	144	13	(Circola caffeina in R.-L.)
	— 17'	—	—	Comincia a passare la caffeina
	— 18'	210	21	in sangue.

20 Giugno 1907. Esperienza XLVI. Coniglio gr. 1200.
Liquido di Ringer-Locke. Sangue diluito in R.-L. al 3,3 %. Soluzione di caffeina $\frac{N}{1150}$ in liquido di R.-L.; id. id. in sangue diluito. Soluzione di desossicaffeina $\frac{N}{1150}$ in liquido di R.-L.; id. id. in sangue diluito.
Temperatura nella camera dell' apparecchio 37,5°; nella canula 37°.

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
1	16. 44'	—	—	Comincia l'esperienza. Circola R.-L. normale. Frequenza costante ampiezza uniformemente decrescente.
	— 47' 30"	210	10	
2	— 47' 50"	—	—	Faccio circolare soluzione di desossicaffeina in R.-L.
	— 48' 20"	230	12	
	— 48' 50"	230	18	
3	— 50' 30"	—	—	Comincia a passare la desossicaffeina in sangue.
	— 52'	248	18	
	— 54'	270	22	
4	— 55'	—	—	Faccio passare caffeina in R.L.
	— 55' 40"	270	17	
	— 57'	240	9	
5	— 58' 30"	—	—	Comincia a passare caffeina in sangue.
	— 59'	252	16	
	— 59' 30"	252	18	
	17. — —	270	15	
	— 1'	270	12	
6	— 1' 30"	—	—	Si fa passare desossicaffeina in sangue.
	— 3'	270	12	
	— 4' 30"	230	10	
	— 5'	230	10	
7	— 5' 30"	—	—	Faccio passare caffeina in sangue.
	— 6' 30"	230	10	
	— 7'	230	10	

No. dell' osservazione	Tempo	Frequenza delle sistoli per m'.	Ampiezza delle pulsazioni in mm.	Commenti
8	17. 7' 15"	—	—	Faccio passare desossicaffeina in sangue.
	— 8'	230	10	
	— 10'	230	10	
9	— 10' 40"	—	—	Faccio passare sangue diluito.
	— 11' 30"	230	6,5	
	— 13' 30"	212	5	
	— 14' 30"	208	4	
10	— 14' 30"	—	—	Faccio passare desossicaffeina in sangue.
	— 17'	225	8	
	— 18'	225	9	
11	— 18' 10"	—	—	Faccio passare caffeina in sangue.
	— 19'	225	9	
	— 21'	225	8	
12	— 21'	—	—	Faccio passare desossicaffeina in sangue.
	— 22'	225	8	
	— 23'	225	8	

Lo scopo principale di queste ultime esperienze era di vedere se la caffeina e la desossicaffeina ambedue in presenza di sangue hanno sul cuore la medesima azione: dai riferiti protocolli appare che è precisamente così: e questo appare anche dalla Fig. V della Tavola nella quale si vede che, nelle due ultime righe del tracciato, la frequenza e l'altezza delle pulsazioni si mantengono sensibilmente costanti, rimanendo senza effetto il ripetuto alternarsi nel circolo coronario, della caffeina e della desossicaffeina: le piccolo inuguaglianze del tracciato sono evidentemente trascurabili, quando si osservi che non sono in stretto rapporto con la somministrazione delle singole sostanze, e si confrontino con le notevolissime variazioni determinate nella prima parte della grafica, o con la diminuzione finale, determinata dal passaggio di sangue diluito.

Questa uguaglianza nell' azione fisiologica della sostanza ridotta

e di quella non ridotta, quando si trovino in presenza di sangue, mi fa sembrare molto legittima l'ipotesi che il sangue, abbia la facoltà di ridurre la base purinica nella corrispondente idropurina. La prova diretta di questo fatto manca ancora: giacchè si potrebbe avere solo quando fosse chimicamente dimostrato che la caffeina in presenza di sangue si è trasformata in desossicaffeina, ed analogamente per le altre xantine metilate. Ma fin dove l'esperienza fisiologica ci può illuminare, mi sembra che i fatti osservati parlino in questo senso.

Senza volere insistere troppo sulla natura dei processi che avvengono nel sangue (e si osservi che il sangue manifesta questa sua azione in concentrazioni assai deboli) riassumerò brevemente le conclusioni sicure, alle quali conducono le riferite esperienze. Distinguendo le conclusioni di indole generale da quelle di indole speciale, si può dire:

A. Il sangue di animali omotermi ha il potere di trasformare l'azione fisiologica di alcune sostanze, talchè sostanze, le quali di per sè stesse hanno azione deprimente su determinati sistemi organici, poste in presenza di sangue acquistano una spiccata azione eccitante.

B. 1. La caffeina e la teobromina abbassano la funzionalità del cuore isolato di mammifero, fino a provocarne, in opportuna concentrazione, l'arresto.

2. Le medesime basi puriniche spiegano un' azione eccitante sul cuore isolato quando siano in presenza di sangue anche assai diluito (2,5 %).

3. La desossicaffeina e la desossiteobromina hanno azione eccitante sul cuore isolato, anche se sciolte semplicemente in liquido di Ringer-Locke.

Bibliografia.

1. Albanese, M., Über den Einfluß der Zusammensetzung der Ernährungsflüssigkeiten auf die Tätigkeit des Froschherzens. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., 1893, XXXII, p. 297—312.

2. —, Über das Verhalten des Coffeïns und des Theobromins im Organismus. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., 1895, XXXV, p. 448 466.

3. Bock, J., Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Gifte auf das isolierte Säugetierherz. Arch f. experim. Pathol. u. Parmakol., 1898, XLI, p. 158—178.

4. —, Über die Wirkung des Coffeïns und des Theobromins auf das Herz. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., 1900, XLIII, p. 367—399.
5. Bondzynsky, St. u. Gottlieb, R., Über Methylxantin, ein Stoffwechselprodukt des Theobromin und Coffein. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., XXXVI, 45—55.
6. Derouaux, J., Tracé myographique du coeur du lapin isolé nourri au moyen du liquide de Locke. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique (Classe des sciences), 1903, No. 5, p. 470—483.
7. Filehne, W., Über einige Wirkungen des Xanthins, des Coffeïns und mehrerer mit ihnen verwandter Körper. Dubois-Reymond's Arch. f. Physiol., 1886, p. 72—91.
8. Gross, E., Die Bedeutung der Salze der Ringer'schen Lösung für das isolierte Säugetierherz. Pflüger's Arch., 1903, XCIV, p. 264—322.
9. Hedbom, K., Über die Einwirkung verschiedener Stoffe auf das isolierte Säugetierherz. I. u. II. Abt. Skand. Arch. f. Physiol., 1898, VIII, p. 147-168 u. 169—222.
10. —, Über die Einwirkung verschiedener Stoffe auf das isolierte Säugetierherz. Skand. Arch. f. Physiol., 1899, IX, p. 1—72.
11. Herlitzka, A., Über den Einfluß des arteriellen Druckes auf die Tätigkeit des isolierten Säugetierherzens. Pflüger's Arch., 1905, CVII, p. 557—584.
12. —, Ricerche sull' azione della temperatura sul cuore isolato di mammifero. Zeitschr. f. allgem. Physiol., 1905, V, p. 265—287.
13. Krüger, M. u. Schmidt, J., Der Abbau des Theophyllins, 1—3 Dimethylxanthins, im Organismus des Hundes. Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1902, XXXVI, p. 1—12.
14. Kuliabko, A., Studien über die Wiederbelebung des Herzens. Pflüger's Arch., 1902, XC, p. 461—471.
15. Langendorff, O., Untersuchungen am überlebenden Säugetierherzen. Pflüger's Arch., 1895, LXI, 291—332.
16. —, Untersuchungen am überlebenden Säugetierherzen, II. Über den Einfluß von Wärme und Kälte auf das Herz der warmblütigen Tiere. Pflüger's Arch., 1897, LXVI, 355—400.
17. Locke, F. S., Towards the ideal artificial circulating fluid for the isolated frog's heart. Journ. of Physiol., 1895, XVIII, p. 332 bis 333.
18. —, Die Wirkung der Metalle des Blutplasmas und verschiedener Zucker auf das isolierte Säugetierherz. Zentralbl. f. Physiol., 1901, XIV, p. 670—672.
19. Loeb, Osw., Über die Beeinflussung des Coronarkreislaufs durch einige Gifte. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., 1903 04, LI, 64—83.
20. Newell Martin H., A new method of studyng the mammalian heart. Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University, 1881, II, p. 119.
21. —, The influence upon the pulse rate of variations of arterial pressure

and of temperature. Transactions of the Medical and chirurgical faculty of Maryland, 1882, p. 203.

22. —, Observations on the direct influence of variations of arterial pressure upon the rate of beat of the mammalian heart. Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University, 1883, II, p. 213.

23. —, The direct influence of gradual variations of temperature upon the rate of beat of the dog's heart. Philosophical Trans. of the Royal Soc. of London, 1883, CLXXIV, p. 663. (Queste memorie del Martin sono tutte pubblicate nelle „Memoirs from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University". Physiological Papers III, Baltimore 1895.)

24. Ringer, S., Concerning the influence exerted by each of the constituents of the blood on the contraction of the ventricle. Journ. of Physiol,, 1880/82, III, p. 380—383.

25. —, A further contribution regarding the influence of the different constituents of the blood on the contraction of the heart. Journ. of Physiol. 1883. IV, p. 29—42.

26. —, Regarding the influence of the organic constituens of the blood on the contractitity of the ventricls. Journ. of Physiol., 1885, VI, pag. 361—381.

27. Rost, E., Über die Ausscheidung des Coffeïn und Theobromin im Harn. Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol., XXXVI, p. 56—71.

28. Rusch, H., Experimentelle Studien über die Ernährung des isolierten Säugetierherzens. Pflüger's Arch., 1898, LXXIII, p. 535 554.

29. Santesson, C. G., Einige Versuche über die Wirkung des Coffeïns auf das Herz des Kaninchens. Skand. Arch. f. Physiol., 1902, XII, p. 259 – 297.

30. Schmiedeberg, O., Vergleichende Untersuchungen über die pharmakologischen Wirkungen einiger Purinderivate. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., XXXIV, p. 2250—2259.

31. Tafel, J., Über den Verlauf der elektrolytischen Reduktion schwer reduzierbarer Substanzen in schwefelsaurer Lösung. Zeitschr. f. physik. Chem., 1900, XXXIV, p. 187—228.

32. —, Über Desoxytheobromin. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., 1899, XXXIII, p. 3194—3206.

33. — u. Baillie, Th. B., Reduktion von Acylaminen zu Alkylaminen. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., 1899, XXXII, p. 68—77.

34. — —, Über Desoxycoffeïn. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., 1899, XXXII, p. 3206—3220.

35. — u. Schmitz, K., Über die Reduktionswirkung von Blei- und Quecksilberkathoden in schwefelsaurer Lösung. Zeitschr. f. Elektrochemie, 1902, VIII, p. 281—288.

36. — u. Weinschenck, 3. Methyldesoxyxantin und Desoxyheteroxantin. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., 1900, XXXIII, p. 3369—3377.

37. Brandini, G., L'azione dell' alcool eti lico sul cuore isolato dei mammiferi. Lo Sperimentale 1907, LXI, p. 843—895.

38. Cushny, A. R. and Naten, B. K. van, On the action of caffeine on the mammalian heart. Arch. internat. de Pharmakodyn. et de Therapie, 1901, IX, p. 169—180.

Spiegazione della Tavola.

(I tracciati si leggono da sinistra a destra. Tempo in secondi.)

Tav. 15a.

Fig. Ia. Esper. VIII. Effetto deprimente della caffeina sciolta in liquido di Ringer-Locke $\left(\frac{N}{2328}\right)$.

Fig. Ib. id. id. Ristoro della funzione cardiaca mediante liquido di R.-L. normale.

Fig. II. Esper. XVI. Effetto deprimente della teobromina in liquido di R.-L. $\left(\frac{N}{1080}\right)$ e successiva ripresa della funzione per passaggio di liquido normale.

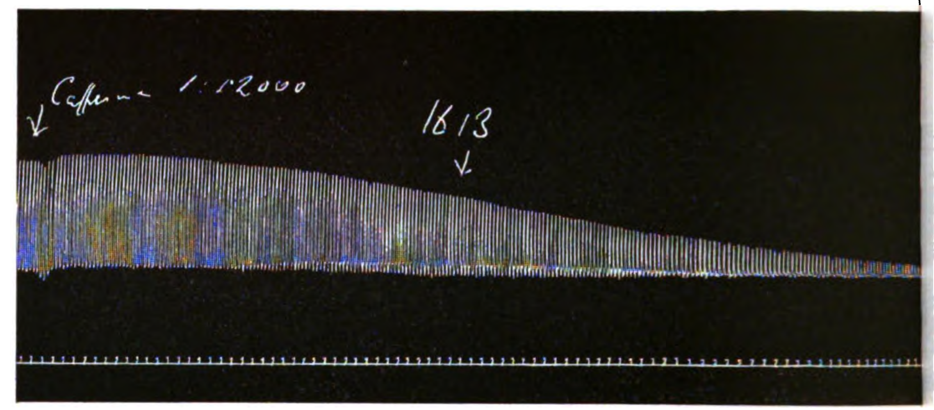
Fig. III. Esper. XLVI. Azione eccitante della desossicaffeina sciolta in liquido di R.-L. $\left(\frac{N}{1150}\right)$.

Fig. IV. Esper. XLII. Azione eccitante della desossiteobromina sciolta in liquido di R.-L. $\left(\frac{N}{664}\right)$. Il tracciato comincia immediamente dopo che si è fatto passave la desossiteobromina.

Tav. 15b.

Fig. V. Esper. LI. Le soluzioni circolanti sono: a) Liquido di Ringer-Locke; b) Sangue diluito in R.-L. al 3,3 %; c) Soluzione $\frac{N}{1150}$ di caffeina in liquido di R.-L.; d) id. id. in sangue diluito; e) Soluzione di desossicaffeina $\frac{N}{1150}$ in liquido di R.-L.; f) id. id. in sangue diluito.

Fig. Ia. (Esp. VIII)



Temp. in "

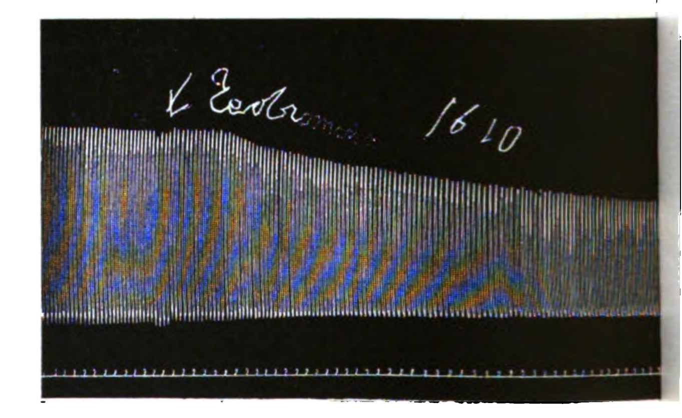
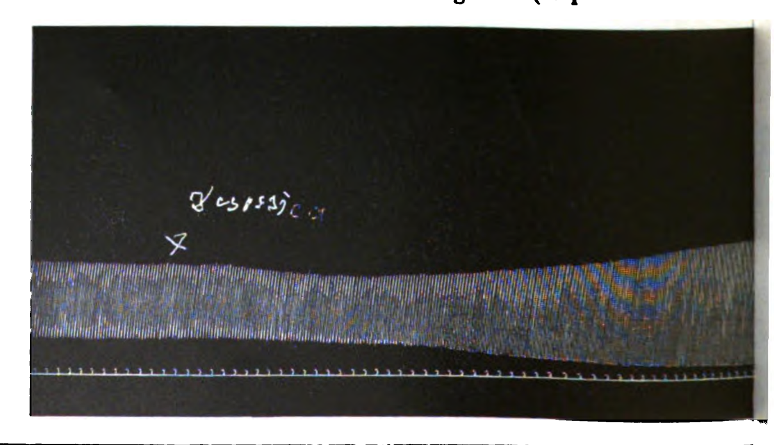


Fig. III (Esp. XLVI)



Beiträge zur Physiologie der Mycetozoen.

I. Teil: **Verschmelzungsvorgänge, Entwicklungsänderungen.**

Von

Dr. **Werner Friedrich Bruck,** Gießen.

(Der Redaktion zugegangen am 5. September 1907.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Die wissenschaftliche Erforschung der Mycetozoen hat einen merkwürdigen Entwicklungsgang genommen. Nachdem in der Mitte des vorigen Jahrhunderts die Beschreibung einzelner Gruppen sowie deren systematische Stellung im Vordergrunde des Interesses gestanden hatte, folgten die grundlegenden Untersuchungen DE BARY's, CIENKOWSKI's u. A., welche ein eingehenderes Verständnis vom Bau und den allgemeineren Lebensverhältnissen dieser Organismen vermittelten. Später kam eine Zeit, in der man die Myxomyceten weniger um ihrer selbst willen dem Studium unterwarf, sondern weil man in ihnen besonders günstige Objekte zur Klarlegung allgemeinerer und zellularphysiologischer Fragen gefunden hatte. Erwiesen sich doch die Plasmodien besonders geeignet, um einen Einblick in die Tätigkeit lebendiger Protoplasmamassen zu gewähren [KÜHNE,[1]) REINKE und RODEWALD,[2]) BERTHOLD,[3]) PFEFFER,[4]) CELAKOWSKY jun.[5])]. Daneben förderten BREFELD, STAHL, ZOPF u. A. anatomische und physiologische Kenntnisse. In neuerer Zeit ist man dann dazu übergegangen, insbesondere fortpflanzungsphysiologischen Fragen seine Aufmerksamkeit zu schenken, Fragen, welche notwendigerweise die Erörterung der Kulturbedingungen in sich einschlossen. Auch das verwandte zoologische Gebiet (Amöben-, Foraminiferenforschung) bemühte sich, Material aus der Mycetozoengruppe zum Vergleich heranzuziehen.

Die bekannten Untersuchungen von GEORG KLEBS (seit 1888), der zunächst von einzelnen Kryptogamen ausgehend, die Physiologie der Fortpflanzung pflanzlicher Organismen in neue Bahnen lenkte, hatten diesen Forscher auch dazu geführt, unter denselben Gesichtspunkten die Myxomyceten seinen Studien zu unterwerfen. Auch einzelne Schüler von KLEBS, POTTS[6]) und CONSTANTINEANU bearbeiteten unter seiner Leitung einzelne Fragen. Inzwischen waren auch die

---

[1]) W. KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig. Engelmann, 1864.

[2]) REINKE und RODEWALD, Untersuchungen aus dem botanischen Laboratorium. Göttingen 2, 1. 1881.

[3]) G. BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886.

[4]) W. PFEFFER. Plasmahaut und Vakuolen (Abh. d. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16, 1891).

[5]) L. CELAKOWSKY, in Flora. Ergänzungsband. 76, 1892.

[6]) G. POTTS, in Flora. Ergänzungsband. 91. 1902.

früher nur vereinzelt (STRASBURGER, ROSEN, PLENGE) berücksichtigten Fragen nach den Kernverhältnissen näher behandelt worden. Untersuchungen von LISTER, E. JAHN,[1]) EDELER VON PROWAZEK[2]) seien hier erwähnt. Hatten immerhin schon die eigentümlichen Kernteilungsprozesse bei den Schwärmern von Stemonitis flaccida, welche JAHN beschrieb, gezeigt, daß die Vorgänge nicht so einfach liegen, wie man ursprünglich annahm, so überraschten die vor 2 Jahren bei Plasmodiophora brassicae Woronin gefundenen Kernteilungen umsomehr. PROWAZEK deckte an diesem Myxomyceten einen vollkommenen Sexualprozeß auf, welcher der Sporenbildung vorangeht. Neigen zwar einige Forscher zu der Ansicht, daß gerade der eigenartige Verlauf des erwähnten Sexualaktes die Beziehung der Plasmodiophora brassicae zu den Schleimpilzen als zweifelhaft erscheinen lasse, so beanspruchen sie immerhin auch für die echten Mycetozoen einen, wenn auch anders verlaufenden, Sexualvorgang.

Die Richtung, in welcher sich nunmehr Arbeiten über Myxomyceten zu bewegen haben werden, ist durch die erwähnten Untersuchungen der letzten Jahre gegeben. Herr Professor KLEBS lenkte in diesem Sinne meine Aufmerksamkeit auf die Mycetozoen und schlug mir vor, die verschiedenen äußeren Einflüsse zu untersuchen, welche den normalen Verlauf der Entwicklung der einzelnen Stadien (Schwärmer, Amöben, Plasmodien und Sporangien) wesentlich verändern. Hierbei zeigt es sich, daß die, bei den einzelnen Verschmelzungsprozessen sich abspielenden, Vorgänge bei Bearbeitung der genannten Frage von größter Wichtigkeit sind. Dieselben sowie eine Reihe von Versuchen über künstliche Änderungen des Entwicklungsganges sollen in vorliegendem I. Teil behandelt werden. Fortsetzende und ergänzende Untersuchungen über die Einflüsse spezieller Faktoren (z. B. Einwirkung von Sauerstoffentziehung auf die einzelnen Entwicklungsstadien), sowie über Kernteilungsvorgänge sollen folgen. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich an dieser Stelle Herrn Professor KLEBS für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Hallenser Botanischen Institut und die mir während des Ganges der Untersuchung jederzeit bereitwilligst gewährte Hilfe

---

[1]) E. JAHN, Myxomycetenstudien. 3. Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwärmern von Stemonitis flaccida Lister in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, S. 84 ff.

[2]) S. v. PROWAZEK, Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora Brassicae Woronin und die Einschlüsse in den Karzinomzellen in Arb. aus d. Kaiserl. Gesundheitsamt 1905.

durch Ratschläge und Belehrung meinen herzlichsten Dank hiermit ausspreche.

II. Untersuchungsmaterial und Technik.

Da der Beginn meiner Untersuchungen in eine recht trockene Frühjahrsperiode fiel, welche für das Sammeln von Myxomyceten im Freien sehr ungünstig war, bediente ich mich einer im Hallenser Institut vorhandenen Kultur von Didymium effusum, ein Material, mit dem Herr Professor KLEBS seit einer Reihe von Jahren experimentierte. Ferner verwandte ich das ebenfalls sehr vulgäre Chondrioderma difforme [1]) zu meinen Experimenten, das ja von jeher zu physiologischen Zwecken in Kultur genommen wurde. Leider erwies sich sowohl mein Didymium als auch mein Chondriodermamaterial entgegen sonstigen Erfahrungen als sehr launisch. Die Ursachen dieser Erscheinung vermag ich nicht genau anzugeben. Es ist jedoch leicht möglich, daß die Laboratoriumsluft einen ungünstigen Einfluß auf Keimung und weitere Entwicklung ausgeübt hat, insbesondere, daß schwefelsaure Dämpfe, von in der Nähe ausgeführten Stickstoffbestimmungen herrührend, mit im Spiele waren. Nachdem ich deshalb meinen Arbeitsplatz in den angrenzenden Raum verlegt hatte, verlief Keimung und Entwicklungsgang im allgemeinen gleichmäßiger. Auch die während dieses Sommers auftretenden großen Temperaturschwankungen — plötzliche Abkühlungen infolge Regens nach sehr warmen Tagen — mochten wohl das Wachstum schädigend beeinflußt haben.

Immerhin erwiesen sich die erwähnten Spezies wegen ihrer rasch verlaufenden Entwicklungsperioden zu Kulturzwecken als sehr brauchbar. Wie die jüngsten Untersuchungen von CONSTANTINEANU zeigen, ist es sehr schwer andere Mycetozoen als gleichmäßig wachsendes Material zu Untersuchungen zu verwenden, da schlechte Keimfähigkeit, die noch wenig bekannten Lebensbedingungen der einzelnen Stadien sowie ein langsamer Entwicklungsgang die größten

---

[1]) Aus dem Leipziger Institut mir freundlichst von Herrn Dr. SIMON überlassen.



Schwierigkeiten verursachen. Diese Beobachtung konnte ich machen, als ich auch mit Reticularia Lycoperdon experimentieren wollte. Material von verschiedenen Standorten wurde zur Sporenaussaat benutzt. Entweder keimten die Sporen garnicht oder doch nur ein minimaler Prozentsatz. Gelang es sogar ein keimfähiges Material zu erlangen und das Schwärmerstadium trat ein, — dann wimmelte das ganze Kulturgefäß von den Zoosporen — so konnte die Reticularia doch nicht weiter kultiviert werden, da mir eine Nährlösung, in der Plasmodienbildung eintritt, nicht bekannt war. Die Frage nach den Keimungsverhältnissen dieser Art ist überdies auch noch nicht völlig aufgeklärt worden, trotzdem einige Forscher, die Bedingungen zu erforschen versucht haben (JAHN,[1] CONSTANTINEANU[2]). JAHN geht von der Anschauung aus, daß die Sprengung der Sporenmembran durch osmotische Kräfte verursacht wird. Durch Versuche, bei welchen JAHN die Sporen entweder in reinem Wasser oder in Rohrzuckerlösungen aussäte, gelang es ihm die Keimung beliebig zu verhindern oder zu erreichen. Für verschiedene Arten hat JAHN auch die Grenzkonzentrationen (Rohrzucker), oberhalb deren eine Keimung nicht mehr stattfindet, festgestellt.

Außer der Abhängigkeit vom osmotischen Druck der Flüssigkeit wird die Keimung der Sporen noch von der Temperatur der Flüssigkeit und dem Alter der Sporen beeinflußt. JAHN schließt hieran eine Hypothese, nach welcher sich ein Erweckungsstoff in dem Plasma befindet, nach dessen Aktivierung die Belebung anderer Stoffe stattfinden soll. Auch CONSTANTINEANU prüfte die Abhängigkeit der Keimung vom osmotischen Druck. Er kommt hierbei zu dem Schlusse, daß nicht die osmotischen Eigenschaften der Substanzen, sondern vielmehr die chemischen für die Keimung von Einfluß sind (a. a. O. S. 505, 506).

Soweit das Material nicht im hängenden Tropfen untersucht wurde, benutzte ich Petrischalen, die entweder drei Maiskörner (kleinsamige Varietät) oder Stengelstücke von Vicia faba in destilliertem Wasser enthielten, zu Kulturzwecken. Die Untersuchung in diesen Gefäßen erweist sich als sehr praktisch, da man auf diese Weise immer größere Mengen von Mycetozoen beobachten kann. Auch das Fixieren und Färben bereitet in ihnen keine Schwierig-

---

[1]) JAHN, Myxomycetenstudien: 4. Die Keimung der Sporen in Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 23, 1905.

[2]) J. C. CONSTANTINEANU, Über die Entwicklungsbedingungen der Myxomyceten in Annales mycologici, vol. IV, No. 6, 1906, p. 496 ff.



keit. Ebenso wurden auch Petrischalen mit Agar benutzt, in denen Maiskörner oder Viciastengel vor dem Einfüllen des Agars untergebracht waren. Sämtliche Kulturgefäße wurden vor der Beschickung mit Sporen immer sterilisiert.

Die im Nährmedium vorhandenen festen Nährelemente sind sehr wirkungsvoll. Die Keimung scheint in hohem Maße von ihnen beeinflußt zu sein.[1]) Auch bei Kulturen im hängenden Tropfen konnte ich beobachten, daß die Zugabe eines winzigen Stengelsplitters einen höheren Keimungsprozentsatz hervorrief. Die Beobachtung NEGER's[2]) an Bulgariasporen, daß deren Keimung in Nährflüssigkeiten, die an und für sich den von festen Partikeln ausgehenden chemischen Reiz nicht bedürfen, durch Beigabe derselben noch eine Steigerung erfährt, trifft auch für Myxomycetensporen zu.

Für die Kulturen im hängenden Tropfen verwandte ich die kleinen SCHRÖTER'schen Papprahmen. Bei hinreichender Feuchtigkeit derselben und der Fließpapierwandung der Kammerglocke vermag sich auch ein kleiner Tropfen gegen 14 Tage zu halten.

Zu speziellen Untersuchungszwecken angewandte Methoden werden in den einzelnen Kapiteln noch näher behandelt werden.

III. Vorbemerkungen zur Fragestellung.

Die Tatsache, daß bei den einzelnen Entwicklungsstadien der Mycetozoen Verschmelzungsprozesse stattfinden, ist bekannt. Nur weniges wissen wir indessen über die Bedingungen, unter denen solche Verschmelzungen vorsichgehen. Weiterhin ist auch die Frage noch nicht näher untersucht worden, ob gewisse individuelle Unterschiede zwischen den jene Vereinigung eingehenden Zellen vorhanden sind oder sein müssen. Es wird dabei zu zeigen sein, inwieweit Zellen genetisch verschiedenen Ursprungs — ja sogar innerhalb derselben Spezies — die Fähigkeit besitzen, zu verschmelzen. Dieser Frage müssen wir schon darum große Bedeutung beimessen, weil innerhalb der einen Entwicklungsstufe, dem Amöbenstadium, gewisse Exemplare vorhanden sind, welche verschmelzen, andere, von gleicher Sporenaussaat stammende und im selben Kulturmedium befindliche Objekte hingegen eine Verschmelzung nicht eingehen. Es lag nahe

[1]) Darauf macht schon DE BARY aufmerksam.

[2]) F. W. NEGER, Über die Förderung der Keimung von Pilzsporen durch Exhalationen von Pflanzenteilen in Nat. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft, Jahrg. 1904.

in der Literatur nach Beispielen zu suchen, welche Verschmelzungen von Plasmamassen behandeln. In Untersuchungen von MAX SCHULTZE, [1]) VERWORN [2]), P. JENSEN [3]) und F. SCHAUDINN [4]) liegen in der Tat ähnliche Verhältnisse vor, wie bei unseren Objekten. Besonders die Arbeit JENSEN's, welcher über die Verschmelzung zweier Foraminiferen berichtet, beansprucht unser Interesse. Dieser Autor stellte nämlich fest, daß die Pseudopodien eines Foraminifers, mit anderen Pseudopodien nur dann verschmelzen, wenn sie vom selben Tiere stammten. Pseudopodien von Tieren derselben Art, aber nicht von demselben Tiere, verschmolzen jedoch nicht. JENSEN, der sich darüber klar ist, daß im allgemeinen in den Oberflächenspannungsverhältnissen der in Betracht kommenden Zellen auch der Ausdruck für die, eine Verschmelzung bedingenden, Faktoren zu suchen ist, schließt aus seinen Tatsachen folgendes: Das Protoplasma verschiedener Individuen muß physiologisch verschieden sein. Jedes Individuum unterscheidet sich von einem anderen (auch innerhalb derselben Art) durch eine verschiedene chemische Konstitution. Für die Verschmelzung zweier Individuen muß jene Verschiedenheit hinderlich sein.

Auf die Ergebnisse und weiteren Schlußfolgerungen JENSEN's werden wir noch näher eingehen. Zunächst jedoch soll es unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, ob bei den Verschmelzungsvorgängen der Mycetozoen tatsächlich ähnliche individuelle Unterschiede zwischen den verschmelzenden Zellen vorhanden sind.

IV. Allgemeine Untersuchungen über den Entwicklungsgang des Didymium und des Chondrioderma.

a) Aussaatmaterial von verschiedenen Sporangien.

Bei meinen ersten Versuchen verwendete ich zunächst zur Aussaat nur solche Sporen von Didymium und Chondrioderma, welche von verschiedenen Sporangien herrührten. In einem mit

[1]) MAX SCHULTZE, Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Leipzig 1863.

[2]) M. VERWORN, Biol. Protistenstudien II in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50, 1890, S. 454.

[3]) P. JENSEN, in Archiv für Physiologie, Bd. 62, 1896.

[4]) F. SCHAUDINN, Über Plastogamie bei Foraminiferen in Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1895, S. 179.

Nährlösung angefüllten sterilen Uhrschälchen wurden die Sporangien zerdrückt. Hernach wurde die Flüssigkeit mittels einer feinen Kapillarpipette auf das Deckgläschen, resp. in die Petrischalen geträufelt. —

An dieser Stelle sei kurz auf den Entwicklungsgang der genannten Myxomyceten eingegangen. Derselbe unterscheidet sich bei den beiden Spezies in verschiedenen Punkten.

Didymium effusum.

Bereits im Innern der geschlossenen Sporenmembran findet eine Teilung der Amöben statt. Bei durchsichtigen Exemplaren vermag man recht gut zwei rundliche Körper zu beobachten. Gelegentlich hat sich einer derselben wieder geteilt, so daß dann 3 Körper sichtbar sind. Nach ungefähr 12 Stunden treten die ersten Keimungen nach Zerreißung der Sporenmembran auf. Ein großer Teil keimt erst später. Hierbei treten entweder bald zwei Schwärmer mit Geißeln (= Schwärmsporen, Zoosporen) heraus oder die ausgeschlüpften Plasmamassen nehmen erst Kugelgestalt an und verharren in der Regel zunächst in der Nähe der entleerten Spore. (Es ist anzunehmen, daß die Anlage der Geißeln bereits innerhalb der Sporenmembran stattfindet.[1]) Wie DE BARY [2]) schon von einer verwandten Spezies angibt, tritt dann folgender Vorgang ein: „Nach wenigen Minuten oder manchmal viel längerer Zeit treten immer auffallendere Gestaltsveränderungen ein. Der Umriß der Kugel beginnt sich undulierend zu bewegen, feine spitze Fortsätze treiben aus und werden wieder eingezogen und unter diesen Bewegungen streckt sich der Körper allmählich, um eine längliche Form anzunehmen und sich dann fortzubewegen.“ Je nach Wahl des Mediums erhält man verschiedene Keimungsergebnisse.

Sehr günstig wirken, wie bereits erwähnt, die Extrakte von Vicia faba, in der sich Stengelteile derselben Pflanze befinden. KLEBS benutzte dieses Medium besonders zu seinen Experimenten. Auch der Extrakt aus Körnern von Zea Mays, den POTTS (1902) zur Kultur des Dictyostelium mucoroides Brefeld benutzte, oder Wasser mit Maiskörnern sind sehr gut zu verwenden. In destilliertem Wasser keimen wohl die Sporen (nach CONSTANTINEANU nach 12 Stunden ca. 20 Proz., nach 24 Stunden ca. 60 Proz.), auch tritt

---

[1]) JAHN, a. a. O. 1905, S. 491.

[2]) DE BARY, Die Mycetozoen (Schleimpilze), 1864, S. 80.

Amöbenbildung auf, allein es gelang mir nie, in diesem Medium Plasmodien zu erzeugen. Vielmehr encystieren sich die Amöben nach 3 bis 4 Tagen. Die Ursache dieser Erscheinung ist im Nahrungsmangel zu erblicken. Es bleibe zunächst unerörtert, ob die normalerweise die Plasmodienbildung befördernden Stoffe Bestandteile der Nährlösung oder Stoffwechselprodukte der in der Kulturflüssigkeit befindlichen Bakterien oder gar der Myxomyceten selbst sind. (Kap. VId u. VII.)

Wie Potts[1]) für Dictyostelium ermittelte, sind Phosphate und organische Substanz in kaum nennbarer Menge der Keimung förderlich. Doch hält er diesen Punkt für unwesentlich, da mit seinem Myxomyceten stets Bakterien vereinigt auftraten, weshalb die Frage ungelöst bleiben muß, ob die bestimmten organischen Substanzen direkt auf das Dictyostelium fördernd einwirken oder ob sie die Zunahme der Bakterien und ihrer dem Dictyostelium notwendigen Stoffwechselprodukte beeinflussen. — Viel zu weit geht Pinoy,[2]) nach dessen Untersuchungen unser Didymium effusum und Chondrioderma nur unter Hinzufügung von Bakterien keimen. Die Bedeutung der Bakterien für die weiteren Stadien der Myxomyceten soll damit nicht angefochten werden, umsomehr, als es bis jetzt noch nie geglückt ist, in Reinkulturen Amöben oder gar Plasmodien zu züchten.

Eine besonders günstige Wirkung auf die Keimung üben Mineralsalzlösungen aus. In Knop'scher Nährlösung bis zu 4 Proz. war der Prozentsatz nach Constantineanu ein sehr großer. Derselbe hat auch die Wirksamkeit einzelner Stoffe der Lösung ermittelt. Danach liegt das Maximum der Konzentration für die Keimung bei Verwendung von Monokaliumphosphat bei ca. 4 Proz.; bei Dikaliumphosphat keimen noch Sporen in 5 und 6 prozentigen Lösungen. Über weitere, die Keimung des Didymium betreffende, sehr genaue Angaben sei auf die erwähnte Arbeit Constantineanu's verwiesen (S. 502—507).

Eine besondere Eigentümlichkeit des Didymium effusum ist die kurze Dauer des Zoosporenstadiums. Dasselbe währt kaum länger als 2 bis 3 Stunden. Die Bewegung ist äußerst charakteristisch. Man kann sie vergleichen mit den Krümmungen eines winkenden

[1]) Potts, 1902, S. 287.

[2]) Pinoy, Nécessité d'une symbiose microbienne pour obtenir la culture des Myxomycètes in Bull. de la Soc. Mycologique de France XVIII, 1902. — Derselbe, in Comptes Rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 1903.

Zeigefingers. Wie DE BARY sagt:[1]) „rotiert der Körper um seine Längsachse und zwar in dem Mantel eines Kegels, dessen Spitze vom Hinterende gebildet wird.“ Stets ist am Vorderende der mit der Geißel in Beziehung stehende Kern[2]) und die pulsierende Vakuole am hinteren Ende deutlich erkennbar. — In einem späteren Kapitel wird weiter gezeigt werden, daß auch umgekehrt aus Amöben wieder Schwärmer entstehen können (vgl. S. 529). Wir wollen entgegen älteren Autoren stets das Schwärmerstadium von dem Amöbenstadium getrennt halten.

Diese Trennung ist äußerst wichtig, weil tatsächlich trotz der Übergänge ineinander zwei verschiedene Stadien vorliegen, die ein ganz verschiedenes physiologisches Verhalten zeigen. Überhaupt wird das Verständnis durch verschiedene Benennung derselben Typen resp. derselben Benennung verschiedener Typen in der Mycetozoenliteratur überaus erschwert. Dafür führen wir folgende Beispiele an. DE BARY[3]) sagt, daß „die mit rein amöboider Bewegung ausgestatteten Schwärmer unnötigerweise mit dem Namen Myxoamöben benannt worden“ sein. ZOPF[4]) gibt demgegenüber ausdrücklich an, daß Amöben, die verschmelzen, zu größeren amöbenartigen Körpern, „Myxoamöben“, werden. Dabei folgt er CIENKOWSKI,[5]) der damit die erste Entwicklungsstufe des Plasmodiums, also die Verschmelzungsprodukte von Amöben benennt. An anderer Stelle wieder bezeichnet CIENKOWSKI[6]) die aus Polycysten entstehenden kleinen Plasmodien ebenfalls als Myxoamöben. Da dieser Ausdruck bisher nur Verwirrung in die Nomenklatur der Entwicklungsstadien der Myxomyceten gebracht hat, lassen wir ihn ganz fallen. — Ferner spricht CIENKOWSKI von der später noch näher zu behandelnden Verschmelzung von „cilienlosen Schwärmern“. Derselben Ausdrucksweise bedient sich auch PLENGE, der mit einer Didymiumspezies experimentierte. Gerade bei diesem Objekte ist

---

[1]) DE BARY, Morphologie und Physiologie der Pilze usw., 1884, S. 455.

[2]) H. PLENGE, Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten. Inaug.-Diss., Marburg 1899.

[3]) DE BARY, 1884, S. 455.

[4]) W. ZOPF, Die Pilztiere oder Schleimpilze. Sep.-Abdr. aus der Enzyklopädie für Naturwissensch., Breslau 1885, S. 25.

[5]) CIENKOWSKI, Das Plasmodium in PRINGSHEIM's Jahrb., Bd. III, 1863, S. 419.

[6]) Derselbe, Zur Entwicklungsgesch. d. Myxomyceten, ebenda. S. 326 ff.

aber die genaue Scheidung des Schwärmer- und des Amöbenstadiums um so wichtiger, als beiden im Gegensatz zu anderen Arten Geißeln zukommen und überdies der erstere Zustand nur wenige Stunden anhält.

Bei normalem Entwicklungsverlauf folgt das Amöbenstadium auf das Schwärmerstadium. Man kann genau beobachten wie die Schwärmspore allmählich zur Ruhe kommt.

Bald tritt dann die durch Aussenden und Einziehen der Pseudopodien sich jeden Augenblick ändernde Amöbengestalt ein. Die Vermehrung geschieht durch Zweiteilung. Man beobachtet, daß die Bewegungen langsamer werden. Der Körper nimmt elliptische bis Kugelgestalt an. Bald darauf schnürt sich der Körper in der Mitte ein, die Einschnürung schreitet weiter fort bis nach kurzer Zeit zwei kuglige Tochtergebilde erscheinen. Bald nehmen dieselben ebenfalls die gewöhnliche Gestalt der Amöben an.

Gleichzeitig mit der Teilung der Amöbe findet eine Kernteilung statt. Diesen Kernteilungsvorgang genau zu verfolgen, habe ich vorläufig noch aufschieben müssen. Jedenfalls konnte ich am lebenden Objekte beobachten, daß an der sich teilenden Amöbe zunächst nur ein Kern vorhanden war, während in dem späteren semmelartigen Teilungsstadium jede Hälfte einen Kern aufwies.[1]) Auch an fixierten und gefärbten Objekten lassen sich Stadien finden, welche mit den am lebenden Objekte beobachteten Tatsachen übereinstimmen. Besonders bewährte sich zur Fixation die von F. SCHAUDINN [2]) bei tierischen Amöben mit gutem Erfolge angewandte heiße Mischung von zwei Teilen konzentrierter wässeriger Sublimatlösung und einem Teile absoluten Alkohol. Schöne Färbungen ergeben Boraxkarmin und DELAFIELD'sche Hämatoxylinlösung. — Die fortgesetzten Teilungen der Amöben führen zu ihrer massenhaften Verbreitung. Nach einiger Zeit, bei normalem Verlaufe bereits drei

---

[1]) Die bisherige Myxomycetenliteratur weist nur vereinzelt Arbeiten über Kernteilungen auf. Ältere Angaben finden sich bei STRASBURGER (1884) und bei F. ROSEN (COHN's Beiträge 1892). Von neueren Untersuchungen seien hervorgehoben die Arbeiten ARTHUR LISTER's, besonders On the division of nuclei in the Mycetozoa Linnean Society's Journal. Vol. 29, 1903, S. 529. — Ferner außer den in unserer Einleitung erwähnten Arbeiten von VON PROWAZEK und JAHN, noch dessen kurze Notiz über Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen in Nr. 6 seiner Myxomycetenstudien in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXV, Jahrg. 1907, S. 23.

[2]) F. SCHAUDINN, Bau und Fortpflanzung der Leydenia gemmipara n. g. n. sp. in der Ascitesflüssigkeit des Menschen in Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Jahrg. 1896, S. 955.

Tage nach der Sporenaussaat, beobachtet man dann, daß die Amöben sich fortwährend aneinander legen und wieder auseinander gehen. Es ist dies jedenfalls ein Zeichen, daß die Plasmodienbildung nahe bevorsteht. Die letztere zu beobachten ist jedenfalls nicht so einfach, wie sie gern in der Literatur geschildert wird, nachdem sie einmal auf Grund der ersten Beobachtungen von CIENKOWSKI und DE BARY als Tatsache hingenommen worden ist. Auf die genaueren Vorgänge werden wir noch zurückkommen. Begnügen wir uns einstweilen damit, daß durch verschiedenartige Fusionsprozesse viele Amöben, sich zu einem Plasmodium vereinigen, in dem dann die bekannten Strömungsvorgänge sich abspielen. Mehrere solcher Plasmodien vereinigen sich dann weiterhin wieder durch Verschmelzung. Bei fortdauernder Nahrungsabnahme hört allmählich die Strömung auf. Äußerlich nehmen die baumartigen Verzweigungen des Plasmodiums gelbe Färbung an, und Sporangienbildung tritt ein, soweit nicht unter gegebenen Verhältnissen andere Bildungen auftreten, worauf wir zurückkommen werden.

Chondrioderma difforme.

Im allgemeinen gleicht der Entwicklungsgang dem der vorerwähnten Pflanze. Viel länger jedoch ist die Dauer des Schwärmerstadiums, das über einen Tag anhalten kann. Auch können sich die Schwärmer teilen. Hierbei findet stets eine Kernteilung statt. Schon DE BARY hat diesen Teilungsvorgang am lebenden Objekte beobachtet. Beim Übergange zur Amöbe verliert das Mycetozoon seine Geißel. Während sich die meisten Entwicklungsstadien der beiden nahe verwandten Myxomyceten morphologisch deutlich voneinander unterscheiden, gleichen sich die in Strömung befindlichen Plasmodien vollkommen.

Handelte es sich bei der bisherigen Beschreibung des Entwicklungsganges um Formen, die normalerweise immer auftreten, so müssen wir jetzt noch einiger Formen gedenken, die nur unter bestimmten Verhältnissen auftreten, die gewissermaßen Ruhestadien der einzelnen Entwicklungsstadien darstellen, nämlich der Cysten (S. 539 ff.).

CIENKOWSKI hat dieselben bereits in Mikro-, Makrocysten und Sclerotien eingeteilt. Uns interessiert hier nur die erstere und

letztere Gruppe. Je nach der Entstehung wird es sich um Mikrocysten oder Sklerotien handeln.

Die Mikrocysten entstehen entweder aus Schwärmsporen oder aus Amöben. Der Vorgang spielt sich in der Weise ab, daß die erwähnten Stadien ihre Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien) einziehen und hernach ihren Plasmakörper abrunden. Gleichzeitig umgeben sie sich mit einer zarten, hyalinen und glatten Membran. Diese kugeligen Gebilde sind gewöhnlich noch kleiner als die Sporen derselben Spezies. Aus diesen Cysten gehen unter geeigneten Bedingungen wieder Schwärmsporen oder Amöben hervor.

Was die zweite Gruppe anlangt, die Sklerotien (auch Polycysten), so sind dieselben schon von de Bary und Cienkowski [1]) beobachtet worden. Der letztere Forscher gibt u. a. für diese aus erwachsenen Plasmodien entstehenden Ruhezustände an: „Dieses Protoplasma zerfällt bei langsamer Austrocknung in eine Menge mit Cellulosehüllen versehener Zellen, die die sonderbare Eigenschaft besitzen, mit Wasser benetzt zu verschmelzen und wieder ein bewegliches Protoplasmanetz zu bilden." Diese aus eingetrockneten Plasmodien hervorgehenden harten, hornartigen Gebilde sind bereits mit unbewaffnetem Auge sichtbar. Da es sich um Umwandlungen der alten Plasmodienstränge handelt, ist auch gewöhnlich noch das strangartige Bild erhalten, nur das jetzt an den alten Plasmodiensträngen knotenartige Gebilde sitzen. Die alte Plasmodienmasse kann aber auch in kleine Portionen zerfallen, welche nahezu kugelige Gestalt annehmen und mit einer Membran versehen sind. Cienkowski hatte diese Polycysten als „Zellenzustände" bezeichnet, eine Bezeichnung, die später fallen gelassen wurde. Unter gewissen Bedingungen (S. 547) vermögen aus diesen Polycysten wieder Plasmodien hervorzugehen, nicht aber wie Cienkowski angibt, Myxoamöben.

Die in Tropfenkulturen gezogenen Didymium-Sporenaussaaten gelangen nicht immer zur Plasmodienbildung. Die Bedingungen, welche die Entwicklung in diesen Kulturen befördern, sind noch nicht genau bestimmt. Zugabe eines Vicia-Stengelpartikels erwies sich immerhin als fördernd (vgl. S. 510, 512).

[1]) Cienkowski, Entwicklungsgeschichte, S. 326.

b) Weitere Fragen. — Verwendung von Material aus einem Sporangium, ferner aus einer Spore.

Nachdem Material zur Untersuchung gelangt war, das von Sporen verschiedener Sporangien herrührte, ergab sich für die weitere Untersuchung zunächst die folgende Frage:

Sind die Plasmodien Produkte von Fusionen eines Amöbenmaterials, das von verschiedenen Sporangien oder von nur einem Sporangium herstammt oder sind auch beide Fälle möglich?

Zur Beantwortung dieser Frage bediente ich mich derselben Kulturmethoden wie bei IV, 1. In der Tat konnte ich, als Sporen von nur einem Sporangium in das Kulturmedium ausgesät wurden, sowohl bei Didymium, wie bei Chondrioderma Plasmodien und nachherige Sporangienbildung hervorrufen. Auch in der Zeitdauer konnte ein Unterschied nicht gefunden werden, wofern nur eine größere Menge von Sporen in die Lösung gebracht worden war. Unter normalen guten Keimungs- und Lebensbedingungen der weiteren Stadien konnte die Plasmodienbildung schon am dritten Tage beobachtet werden. Waren nur wenige Sporen ausgesät worden, so dauerte die Entwicklung bis zur Plasmodienbildung im allgemeinen viel länger.

War durch die vorigen Experimente gezeigt worden, daß ein Amöbenmaterial, das aus einem einzigen Sporangium stammte, Plasmodienbildung herbeiführen kann, so lag die weitere Frage sehr nahe, zu untersuchen, ob man auch noch auf eine weitere Einheit zurückgehen kann. Nämlich: ist es möglich, selbst aus einer isolierten Spore Plasmodien und später Fruchtbildung zu erreichen? Es war zweifelhaft, ob eine einzelne Spore, wie das ja von verschiedenen Organismen her bekannt ist, überhaupt keimen würde. Aus dem Mißlingen des Versuches konnte geschlossen werden, daß in der Tat verschiedene Sporen, also Elemente, die zwar genetisch eines Ursprungs sind, wohl aber durch ungleichmäßige Nährstoffaufnahme physiologisch ungleich geworden waren, — zu einer Vereinigung nötig wären.

Isolierung von Sporen.

Um den Entwicklungsgang auch der, aus der einzelnen Spore ihre Entstehung nehmenden, Stadien zu verfolgen, bediente ich mich folgender Methode:

In einem Uhrschälchen, das mit Nährlösung angefüllt war, zerrieb ich ein Sporangium von Chondrioderma. Mittels einer Kapillarpipette tropfte ich dann gegen 10 Tropfen aus dieser Flüssigkeit auf einen Objektträger. Von demjenigen Tropfen, der nach der mikroskopischen Untersuchung die wenigsten Sporen enthielt, entnahm ich wieder mit der Pipette Flüssigkeit, die ich auf einige, aus reiner Nährlösung hergestellte Tropfen, die auf einem anderen Objektträger bereitgehalten wurden, wieder weitergab. Von neuem wurden die einzelnen Tropfen mikroskopisch durchsucht, und der wieder die geringste Sporenzahl aufweisende, Tropfen weiter benutzt um in neue Tropfen sporenloser, reiner Lösung übergeführt zu, werden. Diesmal waren die Tropfen auf Deckgläschen ausgebreitet.

Diese Manipulation wurde so lange fortgesetzt, bis ich endlich eine einzige Spore in einem Tropfen hatte. Das Deckglas wurde darauf umgedreht und auf einen durchkochten Papprahmen gelegt und in feuchter Kammer untergebracht. Bei einigen Versuchen legte ich auch ein kleines Viciastengelfäserchen bei. In den Fällen, in denen die Sporen meines derzeit gerade sehr launischen Materials keimten, traten bald Teilungen der inzwischen zur Ruhe gekommenen Schwärmer ein. Nachdem ich ungefähr 4—6 Amöben wahrnehmen konnte, wurden die Oberfläche des Deckgläschens und die Kanten der Unterseite, welche dem Papprahmen auflagen, behutsam mit einem alkoholdurchtränkten Tuch abgewischt und das ganze Deckglas in eine sterilisierte Petrischale, Wasser mit Maiskörnern enthaltend, hineingetan, so daß die Unterseite nach oben zu liegen kam. Schon am nächsten Tage waren durch Teilung neue Amöben entstanden. Täglich ließ sich nun verfolgen, daß sich die Amöben durch weitere Teilungen vermehrt hatten, bis, ungefähr 8 Tage nach Überführung des Deckglases in die Petrischale, der Boden des Gefäßes von Amöben wimmelte. Bald darauf trat Plasmodienbildung ein. Insgesamt dauerte die Erreichung des Plasmodiumstadiums ca. 12—14 Tage. Ich habe die Entwicklung aus einer Spore bei Chondrioderma difforme in 3 Fällen und bei Didymium effusum in einem Falle bis zur Sporangienbildung verfolgt. Durch Übertragung auf feste Agarböden habe ich nun genetisch bekannte Rassen erhalten, mit denen ich jetzt weiter experimentiere.

Auffallend ist die ungefähr viermal so lange Entwicklungsdauer der aus einer Spore entstehenden Plasmodien. Es ist daraus zu schließen, daß wohl erst eine hinreichende Menge aus Teilungen hervorgegangener Amöben zur Verschmelzung vorhanden sein müssen. Diese Erscheinung (der lang-

sameren Entwicklung zum Plasmodium) fiel ja auch schon bei der Aussaat nur weniger Sporen auf. Es sei noch beiläufig erwähnt, daß wir einzelne größere Plasmodien, die in der Nährflüssigkeit vorhanden waren, untereinander verschmelzen sahen.

Die vorerwähnten Experimente sind geeignet, neue Fragen anzuregen. Einmal müssen wir die im Entwicklungsgange auftretenden Verschmelzungsprozesse näher studieren, nachdem wir gesehen haben, daß solche beim Übergang von einem niederen zum nächst höheren Stadium eine große Rolle spielen. Welche Stadien zeigen Verschmelzungsvorgänge? Wie verlaufen sie rein äußerlich? In welchen genetischen Beziehungen stehen die sich vereinigenden Komponenten zueinander? Unter welchen äußeren Bedingungen kann die Vereinigung erreicht, gefördert oder verhindert werden? Wie läßt sich schließlich der Vorgang der Verschmelzung selbst kausal erklären?

Wir wollen den Versuch wagen, diese überaus komplizierten Fragen näher zu untersuchen.

Fangen wir damit an, einen Einblick in die Verschmelzungsfähigkeit genetisch bekannter Plasmodien zu gewinnen. Dabei sollen folgende Fragen erörtert werden:

a) Verschmelzen Plasmodien verwandter Arten, also beispielsweise von Chondrioderma und Didymium?
b) Verschmelzen Plasmodien, wohl von derselben Art, aber nicht vom selben Sporangium stammend?
c) Verschmelzen Plasmodien von demselben Sporangium?

V. Verschmelzung von Plasmodien.

a) Bereits CIENKOWSKI[1]) berichtet:

„Zwei Plasmodien von generisch verschiedenen Myxomyceten verschmelzen nicht miteinander.“ Diese Angaben kann ich bestätigen. Ich brachte Stücken von zwei auf Agarplatten gewachsenen in lebhafter Strömung begriffenen Plasmodien, das eine von Chondrioderma difforme, das andere von Didymium effusum, in ein mit Vicia faba-Extrakt gefülltes Uhrschälchen, in dem kleine Stengelpartikel herumschwammen, so hinein, daß die Schnittflächen des Agarsubstrates der Plasmodien einander berührten. Beide Plasmodien krochen jedoch von ihrer Unterlage in die Flüssigkeit herunter, in-

[1]) CIENKOWSKI, Entwicklungsgeschichte, S. 337.

dem sie dabei dem chemischen Reiz der Nährstoffe folgten. Zwar konnte ich nun unter dem Mikroskop beobachten, daß sich einzelne Äste der beiden Plasmodien berührten, indessen eine Verschmelzung fand nicht statt. Vielmehr konnte eine sehr starke kontraktorische Erregung (siehe S.553, 554) auf beiden Seiten festgestellt werden. Insbesondere die einander am nächsten liegenden Äste zogen sogar ihren körnigen Inhalt kräftig zurück. Im weiteren Verlaufe des Versuchs lagen dann die vom Agar heruntergekrochenen Plasmodien, die unvereinigt geblieben waren, ganz nahe beieinander am Rande des Uhrschälchens, und die Sporangienbildung trat ein. Schließlich erhob sich je ein für seine Spezies charakteristisches Sporangium aus der Unterlage, das von Didymium mit dem für diese Spezies typischen Pedicel.

Denselben Versuch wiederholte ich auch in der Weise, daß ich in der Höhlung eines ausgehöhlten Objektträgers Nährflüssigkeit, mit einem Stengelstückchen, brachte und auf beiden Seiten die verschiedenen Plasmodien mit ihrer Agarunterlage anbrachte. Schon nach einem Tage waren beide dem chemotaktischen Reiz, der von dem Stengelteilchen ausging, folgend, diesem zugekrochen. Auch hier spielte sich derselbe Vorgang wie oben ab.

b) Dieselbe Technik verwertete ich auch, um Plasmodien zur Verschmelzung zu bringen, die verschiedenen Sporangien derselben Art entstammten und die vorher in getrennten Agarschalen gewachsen waren. Sehr deutlich konnte ich an diesen Objekten ein astweises Verschmelzen beobachten, nachdem die Plasmodien dem Stengelstückchen zu in die Nährflüssigkeit gekrochen waren. Das Zerschneiden der Plasmodien in der Agarplatte hatte einzelne Äste derselben verwundet und losgelöst. Alle diese einzelnen in der Nährflüssigkeit herumwandernden Plasmodien waren schließlich zu einem großen Plasmodium vereinigt, das schon am folgenden Tage zur Sporangienbildung überging.

. Der Versuch wurde noch in der Weise modifiziert, daß ich verschieden ernährte Individuen zur Verschmelzung zusammenführte. Zu diesem Zwecke hatte ich Sporen auf einem sauren und andere auf einem alkalischen Agarboden mit Viciastengelchen (in Petrischalen) ausgesät. Nachdem ich nach ca. 8 Tagen schöne kriechende Plasmodien erhalten hatte, brachte ich Schnittstücke des Agars mit den verschieden ernährten Plasmodien in enge Berührung in ein Uhrschälchen mit Viciaflüssigkeit und kleinen Viciafäserchen. Auch in diesem Falle krochen die beiden Plasmodien vom Agar herunter und vereinigten sich außerhalb desselben in der

Nährflüssigkeit zu einem einzigen großen Plasmodium. Der Nähragar enthielt je 0,5 Proz. Monokaliumphosphat und 0,5 Proz. Dikaliumphosphat. Ich hatte gerade diese Konzentrationen gewählt, weil Constantineanu angibt (S. 513), daß eine Überschreitung derselben der weiteren Entwicklung der Plasmodien schädlich ist, sie werden „immer kleiner, leben eine Zeitlang und gehen dann zugrunde".

Das Ergebnis des erwähnten Versuches mußte immerhin überraschen. Leider konnte ich nicht mehr Plasmodien in ganz verschiedenen chemischen Nährböden wachsen und nachher in einem anderen Kulturgefäß einander berühren lassen.

Solange Resultate aus derartigen Versuchen nicht vorliegen, möchte ich dem Ergebnis des erwähnten Versuches keine weitere Bedeutung beimessen, da es sich ja immerhin um chemisch verwandte Reagentien handelte, die zur Fütterung in Anwendung kamen.

Versuche verschieden gefärbte Plasmodien zur Plasmodienbildung zu bringen, scheiterten leider daran, daß entweder die Farbstoffe giftig wirkten oder von den Plasmodien nicht angenommen oder ausgestoßen wurden. Jedoch sollen diese nur beiläufig ausgeführten Versuche wieder aufgenommen werden.

c) Kurz sei noch die Tatsache festgestellt, daß mit Hilfe derselben Versuchsanstellung Plasmodien, welche von ein und demselben Sporangium herrührten, zur Verschmelzung gebracht wurden, und zwar mit positivem Erfolge.

Zu diesem Versuche wurde sowohl das Didymium als auch das Chondrioderma benutzt.

VI. Das Schwärmer- und das Amöbenstadium.

Nachdem wir gesehen haben, daß innerhalb derselben Art die Verschmelzungsfähigkeit der Plasmodien eine sehr weitgehende ist, kommen wir zu der Frage, ob überhaupt und unter welchen Umständen die beiden früheren Entwicklungsstufen der Myxomyceten dieselbe Fähigkeit besitzen.

a) Schwärmerstadium.

Was das Schwärmerstadium anlangt, so ist demselben nach meinen Beobachtungen die Verschmelzungsfähigkeit abzusprechen. Bei Didymium effusum beträgt die Dauer der aus der Spore tretenden Schwärmer überhaupt nur zwei Stunden. Dann erfolgt der Übergang in das Amöbenstadium. Es ist mir noch nicht gelungen

das Schwärmerstadium künstlich zu verlängern. So lange hierüber noch keine Erfahrungen vorliegen, wird es auch nicht möglich sein, die Ursachen des Überganges in die höhere Entwicklungsstufe zu ermitteln.

Auch die Schwärmer von Chondrioderma difforme zeigten keine Verschmelzung. Ihr Verhalten ist allerdings schon wegen der viel längeren Zeitdauer ihrer Existenz anders, als dasjenige des Didymium; ihnen kommt die Fähigkeit zu, sich durch Teilung zu vermehren (s. S. 16). Andererseits sind aber auch Wege geboten, umgekehrt aus dem Amöbenstadium wieder Schwärmer zu erzeugen (s. S. 529 ff).

b) Verlauf der Entwicklung von der Schwärmspore zum Plasmodium. — Fusion oder Nahrungsaufnahme.

Bei der Betrachtung der Verschmelzungsfähigkeit der Amöben müssen wir zwei Vorgänge genau voneinander trennen. Der eine stellt sich als nichts anderes dar als eine Art Nahrungsaufnahme, bei welcher Amöben von bereits fusionierten Amöben desselben Organismus verzehrt werden. Bei dem anderen Vorgang dagegen findet eine tatsächliche Vereinigung zweier Amöben zu einem ähnlichen amöbenartigen Körper durch Verschmelzung statt. Ehe dazu übergegangen wird, jenen Vorgang, soweit er von mir beobachtet wurde und andere Forscher ihn beschrieben haben, zu besprechen, soll die Weiterentwicklung der zu unseren Versuchen dienenden Mycetozoen vom Schwärmerstadium ab vorausgeschickt werden. Der erste Untersucher, Cienkowski,[1]) entwirft nachstehendes Bild von den der Schwärmerbildung folgenden Vorgängen. Dabei sei nochmals bemerkt, daß er unter „cilienlosen Schwärmern" das Amöbenstadium bezeichnet. „Bis jetzt waren in dem Versuchstropfen gesonderte Schwärmer zerstreut, jetzt fangen sie sich an zu nahen und in Gruppen, ja selbst in großen Haufen sich zu vereinigen. Sie gleiten hier einer auf dem anderen oder bleiben längere Zeit bewegungslos in Berührung, treten dann wieder aus dem Haufen, um das frühere Herumkriechen fortzusetzen. Nach langem, erfolglosem Suchen gelingt es, zwei sich anlegende cilienlose Schwärmer in einem Körper verschmelzen zu sehen. Hat man die rechte Zeit abgepaßt, so ist nicht schwer bei Durchmusterung des Keimungsmaterials vielfach auf Gruppen von zwei bis drei cilienlosen

[1]) Cienkowski, Plasmodium, S. 419.

Schwärmern zu stoßen, die unter den Augen in einen Körper verschmelzen. Vor dem Zusammenfließen konnte man an ihnen deutlich den Nukleus, die kontraktile Vakuole wahrnehmen, sobald aber die Vereinigung in einen Körper erfolgte, war an dem letzten der Nukleus nicht mehr zur Anschauung zu bringen.

Auf diese Weise entstehen nun größere amöbenartige Körper, die sich durch den Mangel eines Nukleus und durch größere Dimensionen von dem cilienlosen Schwärmer unterscheiden." — — — „Diese größeren Amöben (Myxoamöben) bewegen sich wie die cilienlosen Schwärmer; sie gleiten auf dem Objektträger, senden spitze, auch runde Fortsätze aus, bilden durch dünne Verbindungsfäden vereinigte Lappen. Unterwegs, wo sie den cilienlosen Schwärmern oder amöbenartigen Körpern begegnen, kleben sie an diese an und verschmelzen mit ihnen." So entstehen also Plasmodien.

Diese Schilderung entspricht wohl im großen und ganzen den Tatsachen. Nur wollen wir später noch genauer zu zeigen versuchen, welche Amöben das von Cienkowski geschilderte charakteristische Verhalten zeigen und die zeitliche Reihenfolge der einzelnen Vorgänge näher berücksichtigen. Durch die Verschmelzung soll ja doch wohl die Vergrößerung der Amöben für das vegetative Plasmodienstadium rascher herbeigeführt werden, als durch den Freßprozeß der Amöbenfusionen. [1]) Es wird darum unserer Aufgabe unterliegen, zu untersuchen, ob irgendwelche äußere Bedingungen entweder direkt oder als Reize den erstrebten Übergang in die höhere Fruchtform bewirken. Damit führt uns unsere Untersuchung zu einigen allgemeinen Fragen der Fortpflanzungsphysiologie, denen wir später nähertreten müssen (Kap. VII).

c) Nähere Vorgänge beim Verschmelzungsprozeß der Amöben.

Der später S.527 erwähnte Vorgang der Vergrößerung amöbenartiger Körper durch Aufnahme von Amöben derselben Art resp. desselben Organismus ist nicht mit jenem Modus der Plasmodienbildung zu verwechseln, den andere Myxomyceten, wie beispielsweise das zuerst von Brefeld beschriebene Dictyostelium mucoroides zeigt. Hier entsteht vielmehr nur ein Pseudoplasmodium, lediglich durch Aneinanderlagerung (Aggregation) der Amöben. Der bei unseren Versuchsobjekten vorliegende Fall ist als echtes oder Fusionsplasmodium

[1]) Klebs, in Pringsheim's Jahrb., 1900, S. 118.



anzusprechen. Nach ZOPF[1]) ist dieser Fusions- oder Konkreszenzvorgang dadurch charakterisiert, daß Hyaloplasma mit Hyaloplasma verschmilzt, Körnchenplasma mit Körnchenplasma sich vereinigt, während die Kerne getrennt bleiben.

Nehmen wir zum besseren Verständnis des Folgenden aus den Ergebnissen unserer Versuche die Tatsache vorweg, daß sich derartige Fusionsplasmodien nur bilden können, wenn vorher Verschmelzungen einzelner Amöbenindividuen vorangegangen sind. Der nähere Vorgang verläuft folgendermaßen: Einige Zeit, nachdem Sporen im hängenden Tropfen oder in den Nährflüssigkeit enthaltenden Petrischalen ausgesät waren (unter normalen Verhältnissen am dritten und vierten Tag nach der Aussaat), ist das Medium von einer sehr großen Zahl von Amöben angefüllt. Dieselben sind durch fortwährende Teilungen entstanden, wovon man sich sehr leicht überzeugen kann (über den Teilungsvorgang vgl. S. 515). Von diesem Zeitpunkte ab ist auch mit der Kulturflüssigkeit eine Veränderung vorgegangen. Man kann dies daraus schließen, daß die im Medium vorhandenen Bakterien, die sich in den vorhergehenden Tagen massenhaft vermehrt haben, in den Zustand der Sporenbildung übergehen. Damit haben sich aber auch die Ernährungsbedingungen der Amöben verändert. Sie hören auf Bakterien als Nahrung aufzunehmen. Die Amöben, welche in dieser Zeit in der Kultur wimmeln, zerfallen in zwei Gruppen: verschmelzungsfähige und nichtverschmelzungsfähige. Morphologische Unterschiede anzugeben ist überaus schwierig. Man kann nur sagen, daß die ersteren im allgemeinen größer sind als die anderen. Werden jene gefärbt, so weisen auch sie nur einen Kern auf, eine Tatsache, die noch für ihren Amöbencharakter spricht.[2]) Im allgemeinen sind auch die amöboiden Bewegungen der ersteren Individuen langsamer. Aus unseren später (S. 530) angeführten Experimenten geht hervor, daß eine Reihe physiologischer Unterschiede zwischen beiden Gruppen bestehen.

---

[1]) ZOPF, a. a. O., S. 23.

[2]) Die Tatsache, daß sich durch reichliche Nahrungsaufnahme Amöben bedeutend vergrößern können, ist schon von verschiedenen Autoren längst nachgewiesen worden. HAECKEL konnte diese Erscheinung durch Fütterung isolierter Amöben von Protomyxa aurantiaca direkt nachweisen. Auch die Amöben von Vampyrellenarten und Diplophysalis stagnalis lieferten interessante Beispiele, wie Beobachtungen von ZOPF a. a. O. S. 28 ergeben. Dieselben fanden sich in solcher Unmenge vor, daß sie sich auf ihren Wanderungen häufig berührten. Dennoch konnte ein Verschmelzungsakt

Bei dem von CIENKOWSKI geschilderten Vorgang, bei welchem sich Amöben aneinanderlegen und dann wieder auseinandergehen, berührten sich entweder Amöben, die sich noch nicht in dem erwähnten Reifezustand für die Verschmelzung befanden oder aber verschmelzungsfähige mit nichtverschmelzungsfähigen oder drittens verschmelzungsfähige mit ihresgleichen, die durch irgend ein Hemmnis an der Verschmelzung gehindert waren. Die bei dem letzteren Vorgang möglichen Hindernisse sollen später untersucht werden (S. 552).

Was den Verschmelzungsprozeß jener wahrscheinlich durch eine Nahrungsänderung veränderten Amöben anlangt, so bereitet dessen Beobachtung die größten Schwierigkeiten. Herr Professor KLEBS, der früher diesen Vorgang genau beobachtet hatte, machte mich bald auf das Mühevolle und Zeitraubende dieses Unternehmens aufmerksam. Auch andere Forscher berichten darüber. So bekennt PLENGE a. a. O. S. 238: „Ein Zusammenfließen der Geißel- oder Amöbenschwärmer konnte ich niemals beobachten, trotzdem ich mich vielfach darum bemühte.“ Man kann eben tagelang am Mikroskop sitzen, wenn man nicht zufällig das Stadium findet, das überhaupt verschmelzungsfähige Individuen enthält. Und selbst dann, wenn man eine derartige Kultur besitzt, bieten sich der Untersuchung noch allerhand Schwierigkeiten. Da die beiden, ihrem Verhalten nach getrennten, Amöbengruppen morphologisch kaum unterscheidbar sind, kann nur der Zufall, daß gerade verschmelzungsfähige Individuen im mikroskopischen Gesichtsfelde vorhanden sind, eine Untersuchung ermöglichen. Man kann daher stundenlang eine oder zwei sich begegnende Amöben unter dem Mikroskop verfolgen und schließlich doch nur die Gewißheit erlangen, daß sie nicht zu den verschmelzungsfähigen gehören.

Einzelne, kleinere Individuen teilen sich noch, andere größere, für die man die Verschmelzungsfähigkeit vermuten darf, jedoch nicht. Bei der Aufführung unserer Experimente werden wir später zeigen, daß hier tatsächlich physiologische Unterschiede vorliegen

Auch meine, mehrere Monate hindurch fortgesetzten, Bemü-

---

niemals beobachtet werden. ZOPF hält es für wahrscheinlich, „daß z. B. Vampyrellenamöben dieselbe Größe erreichen können, wie Produkte eventueller Verschmelzung, und so ein Äquivalent des Plasmodiums bilden, das auch äußerlich demselben ganz ähnlich ist und nur durch die Kernzahl sich unterscheiden dürfte.“ Nach der Ansicht dieses Autors scheint also die Fähigkeit der Verschmelzung für die Plasmodienbildung bei den höheren Mycetozoen überall zur Konstanz geworden zu sein, während sie bei den Monadinen noch als inkonstante Eigenschaft auftritt. Die einfachsten Formen sollen überhaupt noch nicht zur Plasmodienbildung befähigt sein.

hungen, den Moment der Verschmelzung genau abzupassen und die Verschmelzung zu beobachten, scheiterten. In einem Falle konnte ich gerade noch das Herüberfließen des Inhalts der einen Amöbe in die andere beobachten und sehen, wie aus den beiden Zellen eine einzige geworden war. Gut zu beobachten wird überhaupt der Verschmelzungsvorgang nur dann sein, wenn die Amöben nebeneinander und nicht übereinander gelagert sind, wie ich das häufig bemerken konnte. Mehrmals gelang es mir indessen unter dem Mikroskop zwei für die „verschmelzungsfähige“ Gruppe charakteristische Amöben enganeinander geschmiegt oder in der Nähe liegend zu finden. Als ich dieselben kurze Zeit darauf wieder durch das Mikroskop betrachtete, waren sie bereits zu einem einzigen amöbenartigen Körper verschmolzen. Der genaue Verschmelzungsvorgang selbst aber war mir leider entgangen. Das weitere Werden dieser Verschmelzungsprodukte habe ich indessen verfolgt. — Ich erachte es für angemessen, das Produkt dieser Amöbenvereinigung, das den Übergang der Amöben zu den in Strömung übergehenden Plasmodien darstellt, zur besseren Unterscheidung mit einem neuen Namen „Plasmodielle“[1]) zu bezeichnen. Diese Plasmodiellen zeigen ein ganz ähnliches Verhalten wie die Amöben. Sie dehnen sich durch amöboide Bewegungen aus, treiben kleine Fortsätze und ziehen sie wieder ein. Noch nicht aber läßt sich die für die Plasmodien charakteristische strömende Bewegung des Körnchenplasmas beobachten.

In den Fällen, in denen es mir geglückt war, Plasmodiellen zu beobachten, habe ich auch ihre fernere Entwicklung in den nächsten Stunden weiter verfolgt. Hierbei sind einzelne Vorgänge genau zu unterscheiden. Einmal verschmelzen, wie von Klebs beobachtet wurde, Plasmodiellen untereinander. Ferner tritt bald nach der Entstehung der Plasmodiellen jener eigentümliche Fall von Isophagie ein, wobei die letzteren die Amöben desselben genetischen Ursprungs in derselben Weise wie irgendwelche andere fremde Nahrung fressen. Es findet derselbe Prozeß statt, den Cienkowski sehr treffend von seinen Myxoamöben angibt (S. 334). „Man braucht nicht lange zu suchen, um eine

---

[1]) Der Name Myxoamöbe, den seinerzeit Cienkowski (S. 333) eingeführt, würde man wohl ebensogut für unser Übergangsstadium verwenden können. Wir sehen aber davon ab, weil Cienkowski darunter gelegentlich etwas ganz anderes, nämlich aus Polycysten entstehende Plasmodien versteht, die ja tatsächlich auch als eine „erste Entwicklungsstufe“ der später ganz großen, strömenden Plasmodien aufgefaßt werden können. Unter Myxoamöben könnte man viel eher die verschmelzenden Individuen, als ihre Verschmelzungsprodukte auffassen. Die letzteren entsprechen doch



Myxoamöbe zu finden, die im Begriff ist, die Zellen[1]) in sich aufzunehmen. Sie naht sich einer solchen und klebt an sie an. Im folgenden Momente sieht man, daß die Myxoamöbe die Zelle umzuhüllen beginnt in der Art, wie die Cupula die Eichenfrucht umgibt. Die Umhüllung erhebt sich, bis sich ihre freien Enden an dem Scheitel der Zelle begegnen und zusammenfließen. Mit der so umschlungenen Beute setzt die Myxoamöbe ihre gleitenden Bewegungen fort, um dasselbe an einer anderen, noch nicht aufgeweichten Kugel[2]) zu wiederholen." Die Schilderung dieser Art von Nahrungsaufnahme trifft genau für unsere Objekte zu, wir brauchen nur für Myxoamöben das Wort „Plasmodiellen", für Zellen, Amöben und Cysten — denn auch solche werden ebenso aufgenommen — einzusetzen. Es handelt sich also um ein Umfließen der Amöben, die dann — sind sie erst einmal in die Gesamtmasse eingebettet — verdaut werden. Bei diesem eigenartigen Verdauungsprozeß sieht man zunächst die noch unverdauten Amöben und Cysten längere Zeit in der nun mehr in das Plasmodiumstadium übergehenden Protoplasmamasse liegen. Sobald dann die Strömung eintritt, gewöhnlich 5–6 Stunden nach dem ersten Verschmelzungsakt, werden die aufgenommenen Amöbenkörper in der auf- und niederströmenden Bahn der Körnchen mit fortgerissen; nach wenigen weiteren Stunden sind sie bereits verdaut und das Plasmodium zeigt eine homogene Körnchenmasse. Über die Aufnahme von Körpern usw. vermittels Vakuolen usw. verweisen wir auf die einschlägige Literatur, besonders bei CELAKOWSKY jun.

Die in das Plasmodiumstadium übergehenden Plasmodiellen nehmen in sehr kurzer Zeit eine verhältnismäßig große Menge von Amöben auf. Ich zählte deren in einer Stunde 16—18. Zwei Prozesse spielen also zur Herbeiführung des schließlich entstehenden Plasmodiums eine Rolle, der genannte Freßprozeß und der vorige Seite erwähnte Verschmelzungsvorgang.

---

auch, ihrer Bildung gemäß, den Plasmodien. Da sie eben eine Vorstufe der großen Plasmodien, — und tatsächlich kleine Plasmodien sind, empfiehlt es sich vielmehr, sie Plasmodiellen zu nennen. Den in der Literatur sehr verschieden angewendeten Namen „Myxoamöben" lassen wir daher lieber ganz fallen.

[1]) Unter „Zellen" versteht CIENKOWSKI den Cystenzustand derselben Myxomyceten. Nach ZOPF, a. a. O., S. 33 sind diese Zellen identisch mit Zoocysten.

[2]) Gleich Cyste.

Bisher sind die beiden Vorgänge nie deutlich geschieden worden. So hält auch BERTHOLD[1]) den Vorgang der zu Plasmodien sich vereinigenden Amöben für einen Verschmelzungsprozeß (ferner S. 59). Es geht aus seinen Erörterungen jedenfalls nicht deutlich hervor, ob er den ersteren Vorgang auch für einen Verschmelzungsakt anspricht.

Ehe dazu übergegangen werden soll, die verschiedenen Möglichkeiten zu untersuchen, welche zu einer kausal-mechanischen Erklärung des Verschmelzungsprozesses herangezogen werden können, — sind noch einige Versuche mit bestimmter Fragestellung zu erwähnen. Dieselben wurden angestellt, um die allgemeinen Bedingungen kennen zu lernen, unter denen bei den einzelnen Entwicklungsstufen der Übergang in das nächst höhere Stadium erfolgt. Hierbei wird zu zeigen sein, daß der normale Entwicklungsgang künstlich geändert werden kann.

d) Künstliche Entwicklungsänderungen.

Bringt man Amöben einer zwei bis drei Tage alten Kultur mit Hilfe einer Pipette in eine neue frische Nährlösung (Maiskörner in destilliertem Wasser), so kann man schon am nächsten Tage beobachten, daß eine ganze Reihe Schwärmer in der Nährflüssigkeit vorhanden sind. Die Amöben teilen sich nämlich in der S. 515 geschilderten charakteristischen Weise und die Teilungsprodukte nehmen bald die bekannten Schwärmerfiguren mit allen, den Schwärmern eigentümlichen, Bewegungen an. Ein Unterschied mit den aus der Spore stammenden Schwärmern ist nicht vorhanden. Es sei erwähnt, daß es ganz ausgeschlossen ist, daß Sporen, welche vielleicht noch nicht gekeimt waren, in das neue Nährmedium mit hinübergeführt worden sein konnten, die zu der Verwechslung hätten Anlaß geben können, daß die Schwärmer aus ihnen entstanden wären. Einmal enthielt die Kulturflüssigkeit Schwärmer in solcher Anzahl, wie man sie nicht von solchen zufällig nachkeimenden Sporen hätte erwarten können. Dann war überdies das Ergebnis der Schwärmerbildung (aus Amöben in neuer Nährflüssigkeit), so oft der Versuch auch mit gleichalterigen Objekten angestellt wurde, immer dasselbe. Um noch sicherer zu gehen, wurden ferner die im Laufe der Zeit aus diesen Schwärmern entstandenen Amöben in andere Gefäße mit frischer Nährlösung übergeführt, — immer wieder mit demselben Erfolge.

---

[1]) G. BERTHOLD, Studien zur Protoplasmamechanik, 1886, S. 107.

Die Beobachtung, daß aus Amöben Schwärmer entstehen, widerläuft also der Regel, nach der Amöbenbildung unmittelbar auf die Schwärmsporen folgt. Beobachtungen auch über das umgekehrte Sukzessionsverhältnis sind indessen bereits in der Literatur vorhanden. FAMINTZIN und WORONIN fanden die Erscheinung für Ceratium hydroides und Ceratium porioides. „Die Spore keimt zu einer Amöbe aus. Letztere teilt sich zunächst in zwei, dann in vier und endlich in acht Zellen, die zunächst maulbeerartig zusammenliegend, sich später trennen und Geißeln erhalten. So entstehen aus der ursprünglichen Amöbe acht Schwärmer, welche sich nachträglich wieder zu Amöben entwickeln.“ [1]) Ähnliche Beobachtungen konnte auch ZOPF bei Pseudospora parasitica feststellen. Dort wurden die aus der Spore oder aus Zoocysten hervorgegangenen Schwärmer zu Amöben. Diese können dann „unter gewissen Nährverhältnissen“ wieder zur Schwärmerbildung zurückkehren (und zwar ohne vorherige Teilung). Dem Schwärmerstadium kann sich dann wieder Amöbenbildung anreihen.

Als gelegentlich die gewöhnlich auftretende Schwärmerbildung bei Wiederholungen des Versuches ausblieb, überhaupt auch weitere Teilungen der in das frische Nährmedium gebrachten Amöben nicht eintraten, gelangte ich bei der Nachforschung nach den Ursachen dieser Erscheinung zu einer interessanten Feststellung. Amöben, welche bereits in dem Reifezustand für die Verschmelzung sich befinden, verlieren die Fähigkeit der Teilung. Auch entwickeln sich keine Schwärmer in der neuen Kulturflüssigkeit. Damit wurde festgestellt, daß die verschmelzungsfähigen Schwärmer physiologisch von der anderen Gruppe der nicht verschmelzungsfähigen zu unterscheiden sind. Um weitere Aufschlüsse zu erhalten, modifizierte ich meine bisherige Versuchsanstellung. Zunächst brachte ich 1—2 Tage alte Amöben, die vorher in einer Maiskörnerlösung sich befunden hatten, in sterilisierte Schalen mit destilliertem Wasser. Von 6 derartig beschickten Gefäßen, in welche nur wenig (4—6) Amöben hinübergeführt worden waren, hatten sich in zwei Gefäßen die Amöben gar nicht geteilt, sondern hatten sich schon nach zwei Tagen encystiert, in drei anderen Gefäßen war wohl Teilung und auch Schwärmerbildung zu bemerken, jedoch waren auch diese vermehrten Amöben vier Tage nach der Übertragung bereits encystiert. In einer einzigen Schale hatte ich indessen die Vermehrung durch Teilung so lange fortsetzen können, bis Plasmodienbildung eintrat.

[1]) Zitiert bei ZOPF, a. a. O., S. 22.

Ich schließe aus dem Versuchsergebnis, daß bei den ersten Schalen die geringe Menge der übergeführten Amöben zu wenig Bakterien resp. deren Stoffwechselprodukte mitgebracht hatten, die für eine weitere Vermehrung durch Teilung, jedenfalls als Reiz, sehr wichtig sind. In den drei weiteren Schalen mögen die letzteren Bedingungen wohl günstiger gewesen sein, jedoch hat die geringe Anzahl der Amöben zur Plasmodienbildung, die ja, wie wir gesehen haben, erst nach einer sehr großen Vermehrungstätigkeit eintritt, nicht ausgereicht. Bei der letzten Schale hingegen scheinen alle zur Plasmodienbildung notwendigen Bedingungen erfüllt gewesen zu sein. Leider konnte ich eine Wiederholung dieses Versuches nicht mehr vornehmen. Mit Amöben aus derselben Originalkultur hatte ich nach Aussaat in gute, frische Nährlösung (Maiskörner) die oben geschilderten Erfolge. Ebenso gelang es mir, als ich Amöben (wieder derselben Originalkultur) in aufs neue sterilisierte Schalen mit alter Nährlösung, in der bereits früher Amöben in Plasmodienbildung übergegangen waren, überführte, rasche Vermehrung der Amöben zu erzielen. Waren genügend Amöben vorhanden, so trat auch in diesem Medium Plasmodienbildung ein. Der Kürze halber will ich bei meinen weiteren Versuchen solche alte, neu sterilisierte, Kulturflüssigkeiten als „Detritusflüssigkeit" bezeichnen. Es sei erwähnt, daß dieselbe größtenteils neutral, in wenigen Fällen sehr schwach sauer reagierte.

Dieselben Experimente nahm ich auch mit 3—4 Tage alten Amöben vor, die kurz vor der Plasmodienbildung standen. Das Resultat war folgendes: In destilliertes Wasser gebracht, encystierten sich nach kurzer Zeit sämtliche Amöben. In frischer Nährlösung gelangte von 5 Versuchsschalen nur in einer Plasmodienbildung und auch hier entstand nur ein sehr kleines Plasmodium. In den übrigen vier Schalen war, wie nach den früheren Experimenten zu erwarten, Teilung unterblieben, die Amöben hatten sich vielmehr encystiert. Bei der ersten Schale hatte ich jedoch tatsächlich Vermehrung durch Teilung beobachtet, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß auch Amöben, die sich noch nicht in dem Reifezustande befanden, mit in die Kultur gekommen waren. Überdies befanden sich von vornherein viel mehr Amöben in der letzteren Kultur. Daß in den vier anderen Schalen die Plasmodienbildung unterblieb, findet in der geringen Menge der vorhandenen Amöben seine Erklärung.

Da ich schon früher die Beobachtung gemacht hatte, daß sich die „veränderten" Amöben, sowohl in Petrischalen als auch im hängenden

Tropfen nicht in der Flüssigkeit aufhielten, sondern auf dem Schalengrunde resp. direkt am Deckglas förmlich klebten, modifizierte ich wiederum den vorerwähnten Versuch. Ich übertrug nicht Amöben in andere Flüssigkeit, sondern goß vielmehr die Originalflüssigkeit ab und neue hinzu. Es sei bemerkt, daß man ruhig die Schalen vorsichtig auswaschen kann, die Amöben bleiben ohne Schaden am Grunde sitzen. Brachte ich nun zu solchen am Schalenboden lebenden „verschmelzungsfähigen“ Amöben reines, destilliertes Wasser, so unterblieb jede weitere Entwicklung der Versuchsexemplare. Zwei Tage nach der Zuführung des Wassers hatten sich sämtliche Amöben encystiert.

Andere Ergebnisse erzielte ich, als ich neue Nährflüssigkeit (Wasser mit Maiskörnern) in die abgegossenen, ausgewaschenen Schalen hinzufügte. Von sechs Versuchsschalen war in zwei Schalen, in welchen allerdings nur wenige Amöben vorhanden waren, auch eine Weiterentwicklung nicht eingetreten und die Amöben hatten Cystenform angenommen. In den übrigen vier Schalen hatte ich 3 Tage nach der Hinzufügung der frischen Nährlösung Plasmodien. Die Plasmodienbildung hatte sich also entgegen den normalen Verhältnissen sehr verlangsamt, ungefähr um 2—$2^1/_2$ Tage. Niemals trat in den vier erwähnten Schalen eine Teilung der Amöben ein; auch wurde Schwärmerbildung nie beobachtet.

Goß ich zu jenen im erwähnten Reifestadium befindlichen Amöben Detritusflüssigkeit hinzu, so erhielt ich in drei Schalen, übereinstimmend schon am nächsten Tage, Plasmodienbildung. Teilung sowie Schwärmerbildung war auch bei diesen Amöben unterblieben. Zur Kontrolle habe ich diesen Versuch noch mit drei anderen Schalen wiederholt, auch hier zeigten die Chondrioderma-Amöben dieselben Resultate. Das Ergebnis der drei verschiedenen Versuche mit den älteren Amöben ist das folgende:

Hinzufügung von destilliertem Wasser ist der Weiterentwicklung durchaus nachteilig, es entstehen nur Cysten.

Hinzufügung von neuer Nährflüssigkeit verlangsamt den Prozeß, der zur Plasmodienbildung führt.

Hinzufügung von alter erschöpfter Kulturflüssigkeit beschleunigt und befördert den Prozeß der Plasmodienbildung.

Mit den zuletzt angeführten Amöben ist also eine derartige Veränderung vorgegangen, daß sie selbst, in die alten guten Ernährungsbedingungen zurückgeführt, ihre frühere Reaktionsfähigkeit

gänzlich verloren haben. Eine qualitative Änderung der Nährstoffe, unter denen sich infolge der Stoffwechselprodukte Giftstoffe vielleicht gebildet haben, scheint stattgefunden zu haben.

Weitere Experimente mit derselben Versuchsanstellung führte ich noch mit den „nichtverschmelzungsfähigen" ganz jungen Amöben aus.

Das Abgießen muß hier sehr vorsichtig geschehen. Meine ersten Versuche ergaben keine verständlichen Resultate. Das lag daran, daß ich mit der abgegossenen Nährflüssigkeit fast alle Amöben mit fortgegossen hatte. Im weiteren Verlauf des Experimentierens erfolgte daher die Entziehung der alten Flüssigkeit mittels der Pipette. Auch hierbei hatte ich immer nur sehr wenige Amöben noch in der Nährlösung.

Die Kontrollschalen, denen die Flüssigkeit mit den Maiskörnern nicht entzogen wurde, hatten unter sechs Stück fünf bereits nach 2 Tagen Plasmodien, eine erst nach 4 Tagen.

Schalen, denen nach Entziehung des Wassers destilliertes, vorher ausgekochtes Wasser zugeführt wurde, zeigten drei schon am nächsten Tage Cysten, von den übrigen drei hatte ich in einer erst nach 7 (!) Tagen, bei einer zweiten erst nach 9 Tagen Plasmodienbildung erreicht. Bei der letzten war wohl im Anfang Teilung und auch Schwärmerbildung eingetreten, jedoch nach 3 Tagen hatten sich alle, also auch die vermehrten Amöben, encystiert.

In sechs weiteren Schalen mit wenigen jungen Amöben, denen neue Nährflüssigkeit mit Maiskörnern hinzugefügt wurde, konnte ich in allen Plasmodienbildung erreichen. Jedoch trat dieselbe in drei Schalen 3, in zwei weiteren 4 und in einer 5 Tage später auf, als bei den unter normalen Verhältnissen befindlichen des Kontrollversuchs. Durch die Entziehung der Nährflüssigkeit waren eben zu wenig Amöben in der Schale geblieben.

Hinzufügung von Detritusflüssigkeit hatte folgende Resultate: In einer Schale hatten sich die wenigen vorhandenen Amöben encystiert, in einer zweiten waren einige Teilungen eingetreten, auch wurden vereinzelt Schwärmer des Chondrioderma beobachtet, aber nach 3 Tagen waren alle vorhandenen Amöben encystiert. Auch hier hatte die geringe Anzahl nicht ausgereicht, um Plasmodienbildung eintreten zu lassen. In vier anderen Schalen vermehrten sich die Amöben sehr rasch und schon $2^1/_2$—3 Tage nach der Zuführung der Flüssigkeit waren Plasmodien gebildet worden.

Wir haben also von Amöben jüngerer Stadien

feststellen können, daß im allgemeinen destilliertes Wasser die Weiterentwicklung schädlich beeinflußt. Schwärmerbildung tritt jedoch ein. Es scheint also die Verdünnung der Hemmungsstoffe auf jene von Einfluß zu sein.

Erschöpfte Kulturflüssigkeit indessen übt einen die Plasmodienbildung entschieden befördernden Einfluß aus. Die Hinzufügung neuer Nährflüssigkeit verlangsamt die Plasmodienbildung, ist aber für die Schwärmerbildung aus Amöben von Vorteil. (Weiteres darüber Kap. VII.)

Die Möglichkeit Amöben übertragen zu können bietet für das Experiment große Vorzüge. Man ist dadurch imstande, die Anzucht aus der Spore zu vermeiden. Da die Bedingungen der Sporenkeimung noch nicht genügend aufgeklärt sind, kann man derartige Schwierigkeiten also leicht durch Amöbenübertragung umgehen.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, daß Amöben, sofern sie nur in neue günstige Bedingungen (S. 529 ff.) kommen, bis zur Plasmodienbildung, resp. weiter zur Sporangienbildung gebracht werden können. Experimente, diese Weiterentwicklung zu verhindern, sind bereits von Klebs[1]) mit Erfolg angestellt worden. Er berichtet hierüber: „Ich besitze eine über zwei Jahre alte Kultur von Amöben, die sich immer nur als solche vermehren und erhalten, ohne von selbst zur Plasmodienbildung schreiten zu können.“ Ähnliche Ergebnisse, bei denen Amöben, wenn auch nicht dieselben, sondern deren Teilungsprodukte, nicht zur Plasmodienbildung schreiten, kann man durch folgende Versuche leicht erreichen: Man überführt aus einer Amöbenkultur wenige sich im „nichtverschmelzungsfähigen“ Stadium befindliche Amöben in neue, frische Nährlösung. Wiederholt man dann dieselbe Manipulation alle 2, spätestens 3 Tage, so wird man nie Plasmodien erhalten. Ich habe diesen Versuch vom 4. Juni bis zum 11. Juli mit stets gleichbleibendem Erfolge bei Chondrioderma difforme, und während 16 Tagen bei Didymium effusum durchgeführt. Ich mußte leider von einer Fortsetzung des Experiments Abstand nehmen, weil meine Kulturen durch verschiedene Protozoen schließlich sehr stark verunreinigt waren.

Im Zusammenhange mit jenen Entwicklungsänderungen seien hier auch die Versuche registriert, welche den Übergang vom Plasmodienstadium in das Sporangienstadium verhinderten oder beförderten.

---

[1]) Klebs, 1900, Pringsheim's Jahrbücher S. 118.

Diese Angaben verdanken wir KLEBS[1]). „Jedes kleine Plasmodiumstück läßt sich sofort zur Fruchtbildung bringen. Voraussetzung ist nur, daß in dem Thallusstück eine gewisse Menge Nahrungssubstanz vorhanden sein muß."

Weitere Angaben befinden sich bei KLEBS in seinen „allgemeinen Betrachtungen" (zur Fortpflanzungsphysiologie einiger Pilze S. 19). Er gibt dort an, daß das Plasmodium nur dann zur Fruchtbildung übergeht, wenn eine Änderung der für das Wachstum günstigen Ernährung eintritt. „Ein kleines Plasmodiumstück wurde Juni 1898 auf Agar-Agar mit Vicia faba-Stengeln gebracht und entwickelte sich weiter. Ein Stück des vergrößerten Plasmodiums wurde auf neuen Nähragar gesetzt und sofort bis zum Abbruch des Versuches November 1899. Niemals trat Fortpflanzung ein, solange das Plasmodinm mit frischer Nahrung in Berührung war." Versetzte dagegen KLEBS ein Stück Agar mit Vicia faba in einer flachen Schale mit etwas Wasser, welches die noch vorhandenen Nährstoffe rasch der Gallerte entzog, so trat bald Sporangienbildung ein, — bald in kürzerer Zeit (nach 24 Stunden), bald nach mehreren Tagen wofern nur das Plasmodium sich erst kurze Zeit auf frischem Nähragar befunden hatte.

Ferner kultivierte KLEBS[2]) zum zweiten Male ein Plasmodium von Didymium effusum vom Oktober 1899 bis zum August 1905, „ohne daß das Plasmodium fruktifizierte, obgleich bekanntlich das Plasmodium dieser Art nach mehreren Wochen oder, wenn man es beschleunigt, nach 2—3 Tagen Früchte bilden kann."

CONSTANTINEANU[3]) hat diese Versuche für andere Myxomyceten, wie Aethalium septicum, Physarum didermoides und Chondrioderma reticulatum bestätigen können. Bei CONSTANTINEANU finden sich auch weitere interessante Angaben über den Einfluß verschiedener Bedingungen auf die Sporangienbildung.

Aus den erwachsenen Plasmodien müssen aber nicht unbedingt Sporangien hervorgehen. Wie wir bereits S. 514 erwähnten, hat CIENKOWSKI bereits jene von ihm als „Zellenzustände" beschriebenen Gebilde aus Plasmodien entstehen sehen (Polycysten).[4]) CIENKOWSKI

[1]) „Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie", Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., 1900 (209).

[2]) Die Angabe befindet sich bei CONSTANTINEANU S. 522 zitiert.

[3]) a. a. O. S. 522.

[4]) Hierunter versteht KLEBS, PRINGSHEIM's Jahrbücher, Separatum, S. 33, den Zerfall eines Plasmodiums in kleine Stücke.

hat dieselben bei Chondrioderma difforme beobachtet, während DE BARY dieselben Beobachtungen an Didymium serpula Fr. gemacht hat. CIENKOWSKI berichtet, daß ein langsames Austrocknen des Substrates von entschiedenem Einfluß auf diese Bildungen sei. Schichtete DE BARY alte, nasse Blätter mit Plasmodien übereinander, so konnte er, wenn er dieselben in mäßig feuchter Atmosphäre hielt, an den zunächst trocknenden Stellen die Sklerotienbildung beobachten. CIENKOWSKI hat indessen auch inmitten eines feuchten Tropfens derartige Sklerotien beobachtet. Es ließ sich daher vermuten, daß noch andere Ursachen an der Erscheinung beteiligt sein müssen.

Nach weiteren Beobachtungen von DE BARY und STAHL [1]) an Fuligo varians schien Temperaturerniedrigung ebenfalls an der Sklerotienbildung mitwirken zu können. STAHL [2]) hat ferner durch eine Reihe von Experimenten festgestellt, daß die Plasmodien der Mycetozoen positiv hydrotropisch reagieren. Vor Beginn der Fruchtbildung jedoch werden sie plötzlich negativ hydrotropisch. Diese Erscheinung beobachtete STAHL an Fuligo, einem Physarum und einem Didymium.

Späterhin hat KLEBS die Frage nach den Ursachen der Polycysten —, resp. Sporangienbildung eingehend untersucht. Der Versuch, an einem gut ernährten Plasmodium von Didymium effusum die Fruchtbildung durch Nahrungsmangel herbeizuführen, wurde bereits registriert. Ließ KLEBS [3]) aber ein großes Plasmodium auf einem begrenzten Nähragar ungestört weiter leben, so erfolgte beim schließlich eintretenden Nahrungsmangel keine Bildung von Früchten, sondern eine solche von Polycysten. „Die im stark zersetzten Nährboden vorhandenen Stoffwechselprodukte sind indirekt schuld daran.“ Bei Chondrioderma difforme konnte ich ein gleiches Verhalten konstatieren. Bie Stoffwechselprodukte beeinflussen zunächst die Fortpflanzung, später wenn sich ihr Einfluß steigert auch das Wachstum. „Eine kleine Ansammlung der Stoffwechselprodukte kann die Entstehung der einen Sporenform und zwar der höher differenzierten verhindern und dadurch zum Anlaß werden, daß die niedere Sporenform erscheint, sobald der für diese geeignete Nahrungsmangel zur Wirkung kommt“ (ebenda S. 33).

So erklärt sich das Auftreten von Polycysten anstatt der Sporangien bei Didymium und Chondrioderma.

---

1) STAHL, Zur Biologie der Myxomyceten in Bot. Ztg., 1884, S. 190.
2) Derselbe, ebenda S. 163 ff.
3) KLEBS, in PRINGSHEIM's Jahrb., S. 33, 34.



Weitere Angaben über die Encystierung von Plasmodien befinden sich noch bei CONSTANTINEANU, in denen die Einwirkungen niederer und hoher Temperatur behandelt werden, die auch Encystierung von Plasmodien hervorrufen können.

Jene aus langsam eingetrockneten Plasmodien entstandenen Polycysten ändern sofort ihren Zustand, wenn wieder Wasser hinzugesetzt wird. Dann entwickeln sich aus ihnen Plasmodien, die im weiteren Verlauf der Entwicklung noch zu Früchten werden können. Bereits CIENKOWSKI erwähnte diese Tatsache, nur daß er die Entstehungsprodukte für Myxoamöben ansprach. Durch vorherige Encystierung kann auch die Fruchtbildung beschleunigt werden. CONSTANTINEANU gibt (a. a. O. S. 524) an, daß Plasmodien, die durch niedrige Temperatur zur Cystenbildung veranlaßt, nach 24 Stunden schon wieder zu Plasmodien geworden waren, die bereits innerhalb der nächsten zwei Tage fruktifizierten.

Ferner sind auch noch morphologische Unterschiede zwischen denjenigen Sporangien festzustellen, welche in feuchter Umgebung resp. im Wasser und solchen die in Luft gebildet werden. Die ersten Forscher, die diese Beobachtung machten, sind STAHL [1]) (1884) und WARD [2]) (1886). Didymium difforme ist besonders auffällig. Die unter Wasser befindlichen Früchte weisen keine Kalkausscheidungen auf. KLEBS [3]) stellte dann noch fest, daß die Wasserfrüchte der genannten Spezies kein Pedicel besitzen; außer der Kalkbedeckung fehlt ihnen auch das Capillitium fast ganz. Die Luftfrüchte hingegen führen ein reiches Capillitium, sie sind gestielt und mit einer Kalkkruste bedeckt.

Den Entwicklungsänderungen, bei denen aus Amöben wieder Schwärmer entstanden, sei noch die zuerst von DE BARY aufgedeckte Tatsache hinzugefügt, daß aus Mikrocysten (S. 516, 517) wieder Schwärmer entstehen. Dieser Vorgang kann sogar noch eintreten, wenn Cysten bereits mehrere Monate in diesem Zustande verharrten. In einer bereits drei Monate alten Kultur von Chondrioderma, die nur durch einen Zufall nicht beseitigt worden war, konnte ich nach vorsichtigem Abgießen der alten und Hinzufügen neuer Nährlösung auch Schwärmsporen und Amöben erhalten.

---

[1]) STAHL, a. a. O., S. 159.

[2]) The morpholog. and physiol. of an aquatic Myxomycete. Stud. from the biolog. Labor. of the Owens College. Vol. I, 1886, S. 66.

[3]) PRINGSHEIM's Jahrbücher, S. 39.

Wie DE BARY bereits angibt, äußern sich die ersten Anzeichen der Keimung durch Auftreten einer oder mehrerer Vakuolen.

Es ist von Interesse, daß auch für die tierischen Amöben festgestellt worden ist, daß Encystierung unter denselben Bedingungen wie bei den Mycetozoen entweder zustande kommt oder unterbleibt. Über Amoeba limax äußert sich E. VAHLKAMPF[1]) folgendermaßen:

„Was zunächst die mit Übergang in Flagellatenzustand verbundene Encystierung betrifft, so ist zu bemerken, daß ich A. l. wochenlang und in großer Menge in Kulturen gezüchtet habe, ohne daß sich die Tiere encystierten. Erfolgte aber Cystenbildung, so geschah dies bei allen Amöben derselben Kultur gleichzeitig, während sie bei denjenigen, welche rechtzeitig auf frische Nährböden übergeimpft wurden, unterblieb. Hieraus ergibt sich, daß die Amöben sich nur encystierten, wenn sie durch eine äußere Ursache: Mangel an Nahrung oder Feuchtigkeit usw. dazu gezwungen wurden."

e) Verschmelzung genetisch gleicher und verschiedener Konfluenten.

In den Bemerkungen zu unserer Fragestellung, Kap. III. S. 511, erwähnten wir die von P. JENSEN entdeckte Tatsache, daß bei zwei Foraminiferen nur Plasmamassen (Pseudopodien), die vom selben Tiere herstammten, verschmolzen, während hingegen solche von derselben Art, aber nicht von demselben Tiere, nicht zur Verschmelzung zu bringen waren. Diese Entdeckung beeinflußte unsere Fragestellung insofern, als auch wir die Möglichkeit nicht einfach von der Hand weisen konnten, daß ähnliche Verhältnisse bei den Myxomyceten vorlägen. Insbesondere die auffallende Erscheinung, die schon CIENKOWSKI eingehend beschrieben hatte, daß gelegentlich Amöben verschmolzen, andere aber, trotzdem sie sich dicht aneinanderlegten, nicht, veranlaßte eine Untersuchung in der genannten Richtung.

Nachdem wir in den vorhergehenden Abschnitten derartige Untersuchungen beschrieben haben, kommen wir hier dazu, die diesbezüglichen Ergebnisse zusammenzustellen.

A. Verschmelzung von Plasmodien verschiedener Arten.

[1]) ERICH VAHLKAMPF, Beiträge zur Biologie von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden in Arch. f. Protistenkunde, Bd. V, 1905, S. 210.



1. Chondrioderma difforme und Didymium effusum verschmelzen nicht miteinander, die beiden Plasmodien zeigen viel mehr kontraktorische Erregung.
2. Verschmelzung von Plasmodien derselben Art untereinander.
   α) Aussaatmaterial, von verschiedenen Sporangien stammend, verschmilzt.
   β) Material aus einem Sporangium verschmilzt.
   γ) Material aus einer isolierten Spore verschmilzt.

B. Schwärmerstadium: Schwärmsporen verschmelzen überhaupt nicht miteinander.

C. Amöbenstadium: Es spielen bei der Vereinigung von Amöben zwei Vorgänge eine Rolle, die zeitlich getrennt sind:
1. Der Verschmelzungsvorgang zu Plasmodiellen;
2. Die Nahrungsaufnahme der Plasmodiellen (Nahrung, bestehend in Amöben).

Nur der Fall 1 ist in Betracht zu ziehen, bei dem es sich um einen tatsächlichen Verschmelzungsvorgang handelt. Auch hier finden wir, daß sich morphologisch gleiche Amöben individuell verschieden verhalten. Nicht nur, daß sich die Amöben, welche sich im Reifestadium befinden, nicht mit ihren anderen Mitschwestern vereinigen, sie verschmelzen auch nicht mit den ihnen anscheinend morphologisch gleichenden desselben Reifezustandes in allen Fällen.

Es ist nun die Frage, können solche individuelle Unterschiede hier mitspielen, wie sie Jensen bei seinen Foraminiferen fand, bei denen also nach seiner biologischen Erklärung zur Erhaltung derselben Individualität nur Plasmamassen desselben Individuums sich vereinigen konnten? Diese Frage müssen wir auf Grund unserer Untersuchungen verneinen.

Für die Plasmodien haben wir gezeigt, daß die verschiedene Genesis in bezug auf die Verschmelzung keine Rolle spielt. Was aber die Amöben anlangt, so ist für die verschmelzenden Amöben auch ganz gleichgültig, ob sie genetisch desselben Ursprungs sind oder nicht.

Ein Vergleich meiner Untersuchungsprotokolle a) betreffend Amöben von verschiedenen Sporangien, b) aus einer einzigen Spore möge meine Behauptung beweisen.



Im Falle b dauerte -- vom Zeitpunkt der Aussaat an gerechnet — die Entwicklung bis zur Plasmodienbildung durchschnittlich 14 Tage. Wir haben auch gezeigt, daß dieselbe immer nur dann eintritt, wenn eine hinreichend große Anzahl Amöben vorhanden waren. Je weniger vorhanden sind, um so langsamer tritt die Plasmodienbildung ein.

Dieser besonders langsame Entwicklungsgang erklärt sich also daraus, daß sich die aus einer Spore entwickelnden Amöben erst viel öfter teilen müssen, ehe das zur Verschmelzung notwendige Minimum von Amöben erreicht war.

Unter normalen Verhältnissen erhielt ich bei den aus verschiedenen Sporangien entstandenen Amöben durchschnittlich schon nach 3—4 Tagen Plasmodien, also ungefähr in dem vierten Teile der Zeit wie im vorigen Falle. Daraus schließe ich: Hier haben die aus verschiedenen Sporangien entstandenen Amöben zusammen schon in kurzer Zeit jene für die Plasmodienbildung (resp. für den derselben vorausgehenden Akt der Verschmelzung) notwendige Anzahl Amöben geliefert. Wäre mein Schluß falsch, dann müßten — da die Amöben sich dann überhaupt nicht vereinigen konnten — die genetisch verschiedenen Individuen, jedes für sich, eine Zeitdauer von 14 Tagen (wie bei b) bis zur Plasmodienbildung in Anspruch nehmen.

Dem kausal-mechanischen Vorgang bei der Verschmelzung widmen wir noch einen besonderen Abschnitt. Vorher sollen aber noch einige Schlußfolgerungen aus Versuchen gezogen werden, welche sich mit den Entwicklungsänderungen befassen.

VII. Besprechung der Tatsachen.

Es sei in diesem Abschnitt versucht, die heutigen physiologischen Kenntnisse über den Entwicklungsgang der Mycetozoen auf Grund der früheren und unserer neuesten Untersuchungen zu einem einheitlichen Bilde zusammenzufassen.

Der letzte und wohl bisher einzig gründliche Versuch, auf dem sicheren Boden von Tatsachen fußend, die Erscheinungen der Fortpflanzungsphysiologie bei niederen Organismen unter allgemeinen Gesichtspunkten zu ordnen, ist von Klebs gemacht worden.[1])

Wir wollen uns daher in den nachfolgenden Erörterungen auch der Klebs'schen Definitionen bedienen. Wir können dies um so mehr, als dieselben, so präzis sie im speziellen Falle gefaßt sind, für all-

[1]) Pringsheim's Jahrbücher, 1900.

gemeinere Fälle, mit verwischbaren Übergängen, den größten Spielraum lassen.

Als nächste Unterscheidung in der Einteilung erscheint die Trennung von Wachstum und Fortpflanzung geboten. Sie einzuführen ist eine rein praktische Frage, denn wenn auch im Einzelfalle der Unterschied durch Übergänge verwischt wird, so läßt sich immerhin feststellen, daß Wachstum und Fortpflanzung gegenüber allgemeinen Bedingungen ein durchaus verschiedenes Verhalten zeigen.

Nach KLEBS' Definition des Begriffes „Fortpflanzung" ist das wesentlichste Kriterium „die Bildung von sich loslösenden Keimen, die durch ihre besonderen sichtbaren Strukturmerkmale von den vegetativen Teilen unterschieden sind".[1] Diese zumeist einzelligen Gebilde, die als Sporen bezeichnet werden, können z. T. schon frühzeitig Zellteilungen an sich erscheinen lassen. Jene Vermehrungsprozesse indessen, bei denen die sich loslösenden Keime mit den vegetativen Teilen übereinstimmen, wie das bei der Vermehrung durch Sprossung, Spaltung oder durch beliebige Mycelstücke der Fall ist, bleiben von der allgemein gehaltenen Definition unberührt. Hier finden wir, wie bereits am deutlichsten bei den Pilzen mit Bildung von Hefeconidien, eine allmähliche Differenzierung vegetativer Teile zu Fortpflanzungszellen.

Bei dem Versuch, den Begriff des Wachstums zu definieren, äußert KLEBS a. a. O. S. 71: „Streng genommen ist es unmöglich, Wachstum zu definieren, da man nicht weiß, wann es anfängt, sich von den Ernährungsprozessen zu trennen und wann es aufhört und durch Fortpflanzung ersetzt wird." Schließlich kann man ja auch jede Fortpflanzung als eine besondere Form des Wachstums auffassen. Jede Fruchtbildung bei höheren Pilzen ist mit ausgesprochenen Wachstumsvorgängen verbunden. „Aber diese Erkenntnis darf nicht blind machen gegen die immer vorhandenen Unterschiede in den typischen Fällen; von diesen ausgehend kann man zu klaren Definitionen kommen" (ebenda S. 71). Mit ROUX[2]) versteht KLEBS bei seinen Betrachtungen unter Wachstum immer das „dimensionale Wachstum", d. h. „die Volumenzunahme der vegetativen Teile. die sich bei Pilzen hauptsächlich in dem Längenwachstum der Hyphen und ihrer Verzweigung ausprägt, gleich ob mehr oder weniger Zellteilungen damit verbunden sind."

---

[1]) a. a. O., S. 7.

[2]) W. ROUX, Entwicklungsmechanik in Ergebn. d. Anatomie u. Entwicklung, Bd. II, 1892.



Wir kommen nun dazu, die einzelnen Entwicklungsstadien der Mycetozoen den vorerwähnten Gesichtspunkten zu unterwerfen, um sie nach Möglichkeit als Organe der Fortpflanzung oder vegetative Teile charakterisieren zu können. Was die Fortpflanzungsorgane im allgemeinen anlangt, hat KLEBS[1]) versucht, aus ihrer großen Fülle drei Kategorien auszusondern. Unter „Kinosporen“ versteht er alle diejenigen Sporen, die durch einen relativ einfachen Teilungsvorgang entstehen und hauptsächlich der Vermehrung und Verbreitung dienen. Er rechnet zu ihnen die beweglichen Zoosporen, ferner die durch äußere Mittel passiv bewegten Conidien, mögen sie in einem Sporangium oder durch Abschnürung entstanden sein.

Aus der Gruppe der Mycetozoen, speziell der von uns untersuchten Arten, werden wir also, dieser Definition folgend, das Schwärmer- und das Amöbenstadium zu dieser Kategorie zu rechnen haben.

Unter Paulosporen versteht KLEBS diejenige Gruppe von Sporen, „die durch einen einfachen Umwandlungsprozeß von Zellen oder kernhaltigen Zellteilen zu dickwandigen Ruhezellen werden und der Erhaltung unter ungünstigen äußeren Lebensbedingungen dienen.“ Die verschiedenartigen Cysten der Mycetozoen gehören hierher (vgl. S. 516, 517).

Endlich führt der erwähnte Autor noch die Carposporen auf, Sporen, welche „infolge eines verwickelteren Bildungsprozesses oft in besonders gestalteten Früchten entstehen und bald mehr der Vermehrung, bald mehr der Erhaltung, meist beiden Zwecken zugleich dienen“. Die aus den Sporangienfrüchten ihre Entstehung nehmenden „Sporen“ reihen wir in diese Gruppe ein.

Bei dem Plasmodiumstadium hingegen handelt es sich, entsprechend seinen Bildungs- und weiteren Verbreitungsprozessen um eine reine Form vegetativen Wachstums.

Um die Bedingungen zu erkennen, welche für die Bildung von Fortpflanzungsorganen maßgeblich sind, ist man auf das Experiment angewiesen. Es wird sich also immer darum handeln, künstliche Reinkulturen von Organismen als Ausgangsmaterial zu benutzen, deren normaler Entwicklungsgang bekannt ist. Da speziell bei den Myxomyceten durch die verschiedenen aufeinanderfolgenden Stadien die Lösung des Problems viel komplizierter ist als bei anderen Gruppen, wird es unsere Aufgabe sein müssen, für jede einzelne Entwicklungsstufe die Bedingungen zu ermitteln,

[1]) S. 8 ff.

unter denen der Übergang in die nächstfolgende möglich ist.

Da aber in der Mehrzahl der Fälle mit jedem Fortpflanzungsprozeß gewisse Formbildungen gleichzeitig vor sich gehen, wird die Frage nach den Bedingungen der Formbildung immer im Zusammenhang mit den Fortpflanzungsbedingungen abgehandelt werden. Fragen der Fortpflanzungsphysiologie gehören also in jenes Kapitel der Physiologie, welches die Einflüsse äußerer Ursachen auf die Formgestaltung untersucht.

Daß die Anlage der Fortpflanzung sich erst nach vorhergehender Wachstumstätigkeit entfaltet und daß der Fortpflanzungsvorgang erst nach Erreichung eines gewissen Reifestadiums der Wachstumsperiode eintritt, wird noch später näher zu zeigen sein. Wie bei den Pilzen kann dieser Reifezustand auch bei den Mycetozoen durch äußere Einwirkungen leicht herbeigeführt werden. Jene äußeren Bedingungen zur Herbeiführung eines neuen Entwicklungs- oder Fortpflanzungsstadiums sind indessen nur als Reize[1]) aufzufassen, welche den unbekannten, inneren Mechanismus auslösen. Sehr verschieden wirken die Außenbedingungen ein, so können beispielsweise die Nährstoffe nicht nur als auslösende Reize den Innenmechanismus beeinflussen, sie können es auch „durch und gemäß ihrer Quantität nach mechanischen Verhältnissen“. Da gerade unter den Fortpflanzungsbedingungen eine ganze Reihe nachweisbar sind, welche kombiniert die eine Gesamtwirkung erzielen, hat Klebs versucht, dieselben genau zu unterscheiden. Und zwar führt er zunächst diejenigen Bedingungen auf, „die unter allen Umständen für die Erregung des Fortpflanzungsprozesses wesentlich sind, die als die notwendigen, die Formbildung auslösenden Reize anzusehen sind“. Es sind dies die morphogenen Reize. In zweiter Linie spielen gewisse spezielle Bedingungen, wie beispielsweise die Gegenwart von Wasser oder Luft, eine Rolle, die für sich allein den Gestaltänderungsvorgang nicht herbeiführen können, die aber zum Unterschiede von anderen Lebenserscheinungen, z. B. vom Wachstum, notwendig mitwirken müssen.

Schließlich sind noch die meisten Bildungsprozesse von gewissen allgemeinen Bedingungen abhängig, die, wie Nahrung, Sauerstoff, Temperatur — unter Einhaltung weiterer Grenzen — ohne Nachteil verändert werden können.

---

[1]) Klebs, S. 5. Pfeffer, W., Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Bd. 1, Leipzig 1897, Einleitung.



Es soll auch im folgenden unsere Aufgabe sein, diese verschiedenen als Komponenten auftretenden Bedingungen, soweit sie nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnis nachweisbar sind für die einzelnen Entwicklungsstadien der von uns untersuchten Mycetozoen, anzugeben.

Unter allen äußeren Bedingungen, welche die formativen Effekte beim Fortpflanzungsvorgang hervorrufen, spielen, wie frühere Forschungsergebnisse, insbesondere diejenigen von Klebs, erwiesen haben, die Änderungen in der Ernährung vorzüglich die entscheidende Rolle. Ihnen kommt die Wirkung eines morphogenen Reizes zu.

Wir werden sehen, daß die plötzliche Entziehung der Nahrung aus der Umgebung bei den drei oben charakterisierten Arten von Sporen, die im Entwicklungsgange der Myxomyceten vorkommen, vornehmlich den Eintritt der Fortpflanzung bewirkt. Mit der Änderung der Nährstoffe geht aber gewöhnlich auch eine qualitative Veränderung des Nährmediums vor sich, die mehr oder weniger durch die Stoffwechselprodukte der Organismen oder der in der Nährflüssigkeit befindlichen, von den Myxomyceten untrennbaren, Bakterien verursacht wird. Die genannten Stoffwechselprodukte, welche Ernährung und Wachstum hemmend beeinflussen (Hemmungsstoffe), scheinen indessen auch (und zwar bei zu starker Konzentration) die Fortpflanzung störend zu beeinflussen.

Es wurde oben erwähnt, daß auch die fortpflanzungbegünstigenden Einwirkungen ferner noch von der Disposition des Organismus selbst abhängig sind; in der Weise nämlich, daß sich derselbe in einem Stadium befinden muß, welches ein gewisses Optimum [1]) der Nährstoffkonzentration darbietet. Da bei diesem der Gehalt an plastischem Nährmaterial am höchsten steht, wird dieser Zustand auch für den Eintritt der Fortpflanzung die größte Reizempfänglichkeit zeigen. Klebs [2]) erörtert sehr eingehend das Verhalten der Fortpflanzung bei steigender und sinkender Konzentration. Er kommt zu dem Schlusse, der auch für die Myxomyceten gültig ist, daß Pilze, welche einen lebhaften Stoffwechsel verlangen, ein höher liegendes Konzentrationsminimum für die Fortpflanzung besitzen, als für das Wachstum. Die Konzentration der Nahrung kommt hier für den normalen Reizzustand des Mycels, resp. des Plasmodiums

---

[1]) Klebs, a. a. O., S. 27, Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 1897, S. 414.

[2]) Klebs, a. a. O., S. 27.



bei den Myxomyceten als Bedingung in Betracht. Für das Konzentrationsmaximum spielen, wie ja von vornherein anzunehmen war, die osmotischen Eigenschaften der Nährstoffe die größte Rolle.

Außer den oben gekennzeichneten wesentlichsten Außenbedingungen zur Erreichung eines höheren Entwicklungs- resp. Fortpflanzungsstadiums sind noch teils als spezielle, teils als allgemeine Bedingungen, die verschiedensten Einflüsse von Wichtigkeit, so unter anderem der Sauerstoff.

Nach Klebs[1]) gilt als Regel, daß „das Minimum des Sauerstoffdruckes für die Fortpflanzung höher liegt als für das vegetative Wachstum“. Die Fortpflanzungsorgane zeigen gegenüber den vegetativen Teilen eine höhere Sauerstoffkonzentration. Auch Einflüsse der Temperatur können als spezielle Bedingungen der Fortpflanzung mitsprechen.

Über das Verhältnis von Wachstum und Fortpflanzung finden sich bei Klebs in einem besonderen Kap. II (Allgemeine Betrachtungen, z. Fortpflanz. phys. einiger. Pilze III) weitere Angaben.

Unter diesen allgemeinen Gesichtspunkten sei nun versucht, jene Bedingungen, die den Übergang in ein neues Stadium in die Wege leiten, für jede einzelne Entwicklungsstufe der Mycetozoen zu prüfen.

I. Die Sporen des Didymium und des Chondrioderma keimen in jeder Flüssigkeit, selbst in destilliertem Wasser. Regelmäßig gelangen mit den. zur Aussaat in eine neue sterilisierte Nährlösung gebrachten, Sporen Bakterien mit. Es ist indessen nicht anzunehmen, daß die Stoffwechselprodukte derselben irgend einen Einfluß auf die Keimung ausüben, da dieselbe schon — je nach der Art — sehr früh erfolgt. Bei Reticularia keimen die Sporen beispielsweise bereits $^1/_2$ Stunde nach der Aussaat. Nach den eingehenden Untersuchungen von Constantineanu (S. 528) ist die Keimung vom osmotischen Druck unabhängig. Nach demselben Autor kann Keimung auch bei niederer Temperatur zwischen 2 und 4° erfolgen, jedoch nur in geringem Maße; hohe Temperatur beschleunigt die Keimung sonst unregelmäßig keimender Arten, so keimten beispielsweise Sporen, nach einem vorhergehenden 8—12 stündigen Aufenthalt bei 30°, in Zimmertemperatur nach 10—12 Stunden. Sporen können ferner eine einstündige Trockentemperatur von 80° ertragen, ohne die Keimfähigkeit zu verlieren. Bei 90° gehen sie indessen zugrunde (ebenda S. 529).

---

[1]) S. 51.



Ferner ist von Wichtigkeit, daß selbst die einzelne isolierte Spore zu keimen vermag.

Einen entschieden keimungsbefördernden Einfluß üben in der Nährlösung vorhandene feste Partikeln durch die von ihnen ausgehenden chemischen Reize aus. Indessen ist es noch nicht gelungen einen bestimmten chemotropisch wirkenden Stoff namhaft zu machen.

II. Das Schwärmerstadium ist bei einzelnen Arten sehr kurzlebig (Didymium, nur 2 Stunden). Es kommen Teilungen vor, jedoch keine Verschmelzungen. Es ist noch nicht gelungen, das Schwärmerstadium dauernd zu erhalten, also den Übergang in das Amöbenstadium zu verhindern. Andererseits gelingt es, aus dem Amöbenstadium wiederum Schwärmer zu erhalten, wenn Amöben in neue Nährflüssigkeit gebracht werden. Es fragt sich nun: sind an dieser Erscheinung die in der neuen Nährlösung vorhandenen Nährstoffe schuld; waren vielleicht im alten Nährmedium die zu einer Schwärmerbildung notwendigen Nährstoffe erschöpft oder hatten sich in ihr infolge der Stoffwechselprodukte hemmende Stoffe gebildet, und konnte eine Verdünnung der Hemmungsstoffe die Schwärmerbildung wieder auslösen? Nach meinen Untersuchungen ist mit der alten Nährflüssigkeit eine qualitative Änderung vorgegangen, d. h. die Konzentration der Hemmungsstoffe war zu groß. Verdünnung der Konzentration genügt schon, um wieder Schwärmsporenbildung anzuregen. Nicht die Nährstoffe sind es, die jene Wirkung hervorrufen, denn in der alten Nährlösung waren die Nährstoffe noch gar nicht erschöpft. Auch ist der Umstand beweisend, daß schon in destilliertem Wasser aus Amöben Schwärmer entstehen. — Wahrscheinlich wird schon eine relativ geringe Konzentration der Hemmungsstoffe genügen, um den Übergang der aus den Sporen entstehenden Zoosporen in das höhere Entwicklungsstadium überzuführen. Weiteren Untersuchungen wird es vorbehalten sein, bei längerer Zeit auftretenden Schwärmern von Myxomyceten die Bedingungen so einzurichten, daß eine ständige Verdünnung des Nährmediums eintritt. Das ist gewiß sehr schwierig, da beim Abgießen der alten Nährflüssigkeit auch die Schwärmer verloren gehen und in fließendem Wasser mit vielleicht festen Nährstoffpartikeln, bei der Kleinheit des Objekts, die Schwärmer ebenfalls davonfließen werden.

Auch aus Mikrocysten (aus Amöben, resp. Schwärmern umgewandelte Ruhestadien) gehen nach Benetzung mit neuer Nährflüssigkeit oder auch nur mit Wasser wieder Schwärmsporen oder Amöben hervor.

III. Für die Plasmodienbildung sind 3 zeitlich getrennte Vorgänge charakteristisch.

1. Verschmelzung relativ **sehr weniger** größerer Amöben eines gewissen Reifezustandes zu Plasmodiellen (S. 525, 526).
2. **Massenhafte** Aufnahme von Amöben durch die Plasmodiellen, wodurch Plasmodien gebildet werden.
3. Die Bildung größerer Plasmodien durch Verschmelzung kleinerer.

Die dem Schwärmerstadium folgenden Amöben teilen sich in den ersten Tagen ihres Auftretens andauernd. Der Teilungsakt findet nach Erreichung eines gewissen Optimums in der Nahrungsaufnahme statt. Dieser Teilungsprozeß, resp. die daraus resultierende Vermehrung, nimmt solange ihren Fortgang, bis eine Veränderung in der Nährflüssigkeit eingetreten ist. Einmal wird sich in der Umgebung der einzelnen Objekte eine gewisse Nahrungserschöpfung geltend machen, dann aber wirkt auch eine qualitative Änderung des Nährmediums, hervorgerufen durch Stoffwechselprodukte, mit. Eine Verdünnung der Flüssigkeit und damit gleichzeitig eine Verdünnung der Konzentration der Hemmungsstoffe erregt aufs neue die Teilungsfähigkeit und weitere Vermehrung. **Der qualitativen Änderung der Nährstoffe scheint ein größerer Einfluß auf die Teilungsfähigkeit zuzukommen**, als der quantitativen.

Denn: der Nahrungsmangel wird sich wahrscheinlich nur in nächster Nähe der Objekte geltend machen. In der übrigen Kulturschale befinden sich ja noch Nährstoffe genug, so sind ja immer noch die Maiskörner in der Schale vorhanden. Aber auch, wenn man eine derartige Schale schüttelt, wodurch reichlicherer Sauerstoff und eine bessere Verteilung der vorhandenen Nährstoffe erreicht wird, — oder auch selbst dann, wenn einer Schale mit Amöben derselben Entwicklungsstufe neue Maiskörner hinzugeführt werden, — unterbleibt die weitere Teilungsfähigkeit doch, sobald erst einmal die Konzentration der Hemmungsstoffe ihr Optimum für die Lebenstätigkeit der Amöben überschritten hat. In einer derartigen Flüssigkeit haben bereits alle Bakterien Sporen gebildet. Nach den Untersuchungen BUCHNER's [1]) und SCHREIBER's [2]) ist die letztere Erscheinung eine Folge von Nahrungsmangel. Wir möchten daher auch annehmen, daß neben Mangel an Sauerstoff die Erschöpfung der

---

[1]) H. BUCHNER, Über die Ursache der Sporenbildung bei Milzbrandbazillen in Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. I, Bd. VIII, 1890, S. 2.

[2]) O. SCHREIBER, Über die physiologischen Bedingungen der Sporenbildung bei Bac. anthracis, subtilis u. tumescens. Inaug.-Diss., Basel 1896.



Nahrung in der Umgebung der Organismen, akzessorisch, ebenfalls einen mitwirkenden Faktor für die erwähnte Reaktion bedeutet.

Durch die Stoffwechselprodukte wird das Medium allmählich durchaus verändert. Wir haben mit dieser Flüssigkeit Versuche angestellt und gefunden, daß sie die Plasmodienbildung befördert, wenn man sie Amöben der jüngsten Entwicklungsstufe hinzufügt. — Die Flüssigkeit reagierte zumeist neutral.

Nachdem der Vermehrungstätigkeit der Amöben durch die Hemmungsstoffe eine Grenze gesetzt war, beobachtete man unter den Amöben eine Reihe durch Nahrungsaufnahme viel größer gewordener Objekte, die sich gewöhnlich am Schalengrunde aufhalten. Versuche mit den letzteren, größeren und den noch vorhandenen anderen, kleineren ergaben, daß die ersteren andere physiologische Fähigkeiten angenommen hatten, wie die zweiten. Diese teilen sich in neuer, frischer Nährlösung wieder und auch Schwärmerbildung tritt auf. Jene dagegen erwiesen sich, nachdem die alte Flüssigkeit abgegossen und neue Nährlösung hinzugefügt worden war, als teilungsunfähig, sie encystierten sich nach einiger Zeit. Der Verschmelzungsakt findet nur zwischen Amöben der letzteren Art statt. Ich konnte nur beobachten, daß zwei derartige Amöben, die vorher zusammengelegen hatten, nachher nicht mehr da waren, dagegen nur eine einzige größere, bereits eine Plasmodielle; den genauen Verschmelzungsvorgang habe ich nie gesehen. Nur sehr wenig Amöben werden überhaupt zu Plasmodiellen verschmelzen. Im letzten Abschnitte finden sich Hinweise auf den kausalmechanischen Vorgang bei der Verschmelzung.

Eine derartige Plasmodielle, welche weiter beobachtet wurde, nahm von dem Momente ihres Entstehens an fortgesetzt Amöben in charakteristischer Weise als Nahrung auf. Schon BERTHOLD[1]) erwähnt, daß von den Myxoamöben (hier = unseren Plasmodiellen) ein entschiedener chemischer Reiz auf die anderen Amöben ausgeht.[2]) Durch die massenhafte Aufnahme von Amöben und den S. 30 erwähnten Verschmelzungsprozeß von Plasmodiellen entstehen allmählich Plasmodien, die sich wieder mit anderen, gleichzeitig in derselben Kultur gebildeten, Plasmodien durch Verschmelzung vereinigen.

IV. Die Plasmodien können je nach den äußeren Bedingungen eine verschiedene weitere Entwicklung erfahren.

---

[1]) BERTHOLD, a. a. O., S. 107.

[2]) STAHL macht verschiedene Angaben über den Trophotropismus der Mycetozoen, a. a. O., S. 163 ff. — Vgl. auch PFEFFER, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize, 1884.



1. Es entstehen Früchte
   a) Luftfrüchte,
   b) Wasserfrüchte.
2. Es entstehen Polycysten.

Das Plasmodium geht nur dann zur Fruchtbildung über, wenn eine Änderung der für das Wachstum günstigen Ernährung eintritt, wie KLEBS gezeigt hat. Übertrug er ein Plasmodium immer wieder auf neuen Nähragar, so blieb jede Fruchtbildung jahrelang hindurch aus. Versetzte er dagegen ein Stück Agar mit einem Plasmodium (in flacher Schale) mit etwas Wasser, das die noch vorhandenen Nährstoffe rasch der Gallerte entzog, so trat Fruchtbildung ein. Unter Wasser bilden die Früchte des Didymiums sich anders aus, wie STAHL, WARD und KLEBS gezeigt haben.

Läßt man ein großes Plasmodium auf einem begrenzten Nähragar weiter wachsen, so zersetzen die Stoffwechselprodukte das Substrat derartig, daß sich das Nährmedium qualitativ verändert. Die zu starke Konzentration der Hemmungsstoffe ist dem vegetativen Wachstum, sowie der Fortpflanzung (Fruchtbildung) schädlich. Das Plasmodium zerfällt in viele Cysten (=Polycysten), aus denen bei Hinzufügung neuer Nährlösung Plasmodien entstehen, die bald zur Fruchtbildung schreiten können. Die Encystierung, die auch künstlich durch niedere Temperatur erreicht werden kann, ist ein Weg, die Fruchtbildung zu beschleunigen (CONSTANTINEANU).

VIII. Bemerkungen zum kausal-mechanischen Vorgang bei der Verschmelzung.

Unter den Amöben stellten wir zwei Gruppen fest, die infolge ihres verschiedenen Ernährungszustandes physiologische Unterschiede aufwiesen.

Die einen unter ihnen, welche durch ihre Größe auffielen und in dem Reifezustand für die Verschmelzung sich befanden, gestatten uns nach unseren heutigen Kenntnissen nur sehr wenig, einen Einblick in ihre Funktionen zu gewinnen.

Die erste Schwierigkeit für das Studium liegt in dem Umstande, daß wir zurzeit noch keine ausreichende morphologische Handhabe besitzen, zwei physiologisch verschieden reagierende, genetisch gleiche Gruppen von Individuen, rein äußerlich unterscheiden zu können.

Das Studium dieser Organismen wird zudem noch dadurch be-

sonders erschwert, daß selbst jene äußerlich größeren in bezug auf den Verschmelzungsprozeß ebenfalls ein ungleiches Verhalten zeigen Es bleibt also immer noch die Frage: warum verschmelzen unter den größeren (anscheinend im selben Reifezustande befindlichen) Amöben nur einzelne, andere aber trotz innigster Berührung wieder nicht?

Klebs weist in seinen „allgemeinen Betrachtungen“ S. 118 schon auf den Weg hin, der eine weitere Fragestellung ermöglicht.

„Der gar nicht zu vermeidende Zufall einer mechanischen Berührung kann schon zur Vereinigung genügen, wenn eine solche gemäß der Beschaffenheit der Zellen möglich ist. Diese Beschaffenheit ist unbekannt; aber die neueren Studien über den flüssigen Aggregatzustand des Plasmas, die Bedeutung der Oberflächenspannung für Ausbreitung, Bewegung, Vereinigung von Plasmamassen weisen doch auf den richtigen Weg hin, auch den Verschmelzungsprozeß selbst verstehen zu lernen.“

In der zoophysiologischen Literatur fanden wir bereits verschiedene Beispiele von ähnlichen Verschmelzungsprozessen erwähnt, bei denen gleichfalls innerhalb derselben Art und desselben Mediums die einzelnen Zellen ein verschiedenes Verhalten zeigen. Wohl der erste, der sich eingehender mit dem vorliegenden Problem beschäftigt hat, ist Max Schultze.[1]) Er berichtet (S. 522) über das Aufeinanderstoßen zweier sich begegnender Pseudopodien eines Rhizopoden, Gromia oviformis: „Hat sich ein solcher Faden auf eine ansehnliche Länge ausgedehnt, ohne auf einen anderen Faden oder ein Hindernis gestoßen zu sein, so biegt es sich oft unter einem ziemlich genau rechten Winkel um und bewegt sich jetzt in der neuen Richtung vorwärts, als wisse er, auf diesem Wege einigen der anderen divergierend ausstrahlenden Pseudopodien zu begegnen.“ Findet nun diese Begegnung zweier derartiger „geknöpfter“ Fäden statt — geknöpft, weil der Faden in einer knopfartigen Endanschwellung ausläuft, deren Körnchen „in einer unruhig zitternden Bewegung“ sich befinden — so zerteilt sich die knopfförmige Anschwellung im Momente der Berührung „wie eine platzende, mit Flüssigkeit gefüllte Blase und mischt ihre Substanz der des begegnenden Fadens bei“. Den Vorgang vergleicht M. Schultze mit dem Aufgehen kleinerer Fetttropfen in einem größeren. In anderen Fällen begegnete es Schultze, daß dann, wenn er gerade den Moment der Verschmelzung zweier einander entgegenlaufender

[1]) M. Schultze, Protoplasma der Rhizopoden u. Pflanzenzelle, 1863.

Fäden erwartete, dieselben in verschiedenen Ebenen übereinander hinwegzogen. Sogar bei direkter Berührung blieb mitunter die Verschmelzung aus.

„Es muß danach wahrscheinlich ein Akt der Willkür mitwirken oder es ist ein Hindernis zu überwinden, wie zwei Fetttropfen oft erst zusammenfließen, wenn sie mit einer Nadel angestochen werden."

M. SCHULTZE knüpft recht bemerkenswerte Erörterungen an die von ihm gefundene Tatsache. Danach ist er der erste Forscher, der die physikalischen Gesetze der Oberflächenspannung zur mechanischen Erklärung biologischer Vorgänge herangezogen hat. Nachdem er S. 58 ff. die Möglichkeit einer verschiedenen Kontraktilität der Rinde und des körnigen Innern einer Plasmamasse (Pseudopodium, Plasmodium) erörtert hat, fährt er fort:

„Es gibt aber zweitens noch einen anderen Punkt, welcher uns auf die Dichtigkeitsunterschiede im Protoplasma führt, auch wenn wir aus der Beobachtung keinen Grund entnehmen können, daß solche Verschiedenheiten, wie z. B. bei den Amöben existieren, vielmehr die betreffende Protoplasmamasse von durch und durch gleicher Dichtigkeit erscheint. Die Physiker sind namentlich durch genauere von POISSON angeregte Beobachtungen über die Kapillarerscheinungen zu der wichtigen Annahme gekommen, daß jedesmal die Oberfläche einer Flüssigkeit eine andere und größere Dichtigkeit besitze als das Innere." —

„Wir haben dann anzunehmen, daß auch die Oberfläche eines Protoplasmafadens oder einer Protoplasmakugel, wo sie das umgebende Wasser berührt, eine größere Dichtigkeit habe als die unter ihr liegende Substanz, und wir kommen dadurch zu der Notwendigkeit, eine Art von Membran anzuerkennen, wo histologisch eine solche noch nicht differenziert ist. Die Sache hat ihre Wichtigkeit, z. B. bei Erklärung der Tatsache, warum zwei aneinanderstoßende Protoplasmamassen von einer so geringen Dichtigkeit, daß ein Zusammenfließen beider möglich ist, nicht immer und sofort bei der Berührung wirklich zusammenfließen. Wie bei zwei aneinanderstoßenden Fetttropfen beobachtet werden kann, daß das erwartete Zusammenfließen erst eintritt, wenn mittels einer Nadel die Oberfläche eines derselben oder beider durchbrochen wird, eine Erscheinung, welche die größere Dichtigkeit der Oberfläche zu beweisen scheint, so dürfte unter Umständen auch die oben erwähnte Tatsache, daß zwei derselben Polythalamie angehörende Pseudopodien, wo sie sich auf ihrem Wege begegnen, nicht immer sofort gleich zusammenfließen, in einer solchen „Kontaktmembran", wie ich die dichtere Schicht der Oberfläche nennen will, wenigstens teilweise ihre Erklärung finden."

Eine der SCHULTZE'schen Anschauung verwandte Auffassung vertritt KÜHNE,[1]) der eine Grenzschicht des Protoplasmas gegen das Wasser annimmt, und zwar soll diese Schicht chemisch differenziert

[1]) a. a. O., S. 36 ff. und 56.

sein. Sie entsteht infolge der Berührung des Plasmas mit dem umgebenden Medium aus ausgefallenen Eiweißstoffen, welche jedoch wieder gelöst werden können, wenn sie in das Innere des Protoplasmakörpers wieder versetzt werden. Kommt es nun zur Berührung zweier Plasmamassen, dann wird nach Kühne diese „resorbierbare Membran“ von beiden Seiten der lösenden Kraft des Protoplasmas preisgegeben und damit beginnt der Verschmelzungsvorgang.[1])

Weitere interessante Angaben über ähnliche Vorgänge hat M. Verworn [2]) über den Konjugationsakt von Difflugien gemacht. Er berichtet hierüber (S. 454):

„Die Protoplasmakörper der konjugierten Individuen verschmelzen zu einer einzigen Masse, in dem die vorderen hyalinen Partien zusammenfließen und sich vermischen.“ Der genannte Autor stellt sich die weitere Frage, ob denn von den gewöhnlich in größerer Anzahl dicht aneinander liegenden Individuen bei gegebener Gelegenheit jedes Individuum mit jedem beliebigen anderen konjugieren kann oder ob eine Konjugation nur zwischen ganz bestimmten Individuen zustande kommt. Brachte Verworn in einem Uhrschälchen eine größere Menge Individuen zusammen, so beobachtete er, nachdem dieselben bald darauf ihre Pseudopodien ausgestreckt hatten und herumzukriechen begannen, folgende Vorgänge. „Einige Difflugien gerieten schon nach wenigen Minuten mit ihren Pseudopodien aneinander, ihre Gehäuse rückten sich näher, das Protoplasma verschmolz und die Konjugation vollzog sich, während sich die Schalen nach und nach mit ihren Öffnungen genau aufeinander legten.“

Andere Individuen verhielten sich hingegen anders. Während sie zum Teil auch dicht aneinander krochen und sich mit ihren Pseudopodien nahe berührten, kam es trotzdem zu keiner Verschmelzung. Die beiden Difflugien krochen vielmehr voneinander fort. In einzelnen Fällen hatte Verworn fast den Eindruck, „als ob das eine Individuum bei der Berührung mit einem anderen seine Pseudopodien wie von einer Reizquelle zurückzog“. Weitere Versuche stellte Verworn an, um mit Hilfe von Nadeln eine künstliche

[1]) Die Auffassung Pfeffer's von der Existenz einer ebenfalls als Grenzschicht gegen das Wasser dienenden „Plasmahaut“ führt zu ähnlichen Vorstellungen (Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, Abt. d. math.-phys. Kl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16, 1891, S. 125 ff.

[2]) M. Verworn, Biol. Protistenstudien in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50, 1890, S. 454.

Vereinigung von Pseudopodien herbeizuführen. In vielen Fällen gelang hierbei eine Verschmelzung nicht. Der interessante Versuch indessen, zwei bereits verschmolzene Pseudopodien zu durchschneiden, führte zur sofortigen Wiedervereinigung der durchschnittenen Stücke. Hierbei trat die Verschmelzung auch dann ein, wenn die letzteren in relativ weiter Entfernung auseinander lagen. Verworn schließt aus diesen Tatsachen, daß wahrscheinlich das eine der verschmelzenden Individuen auf das andere, resp. beide aufeinander eine richtende Wirkung ausüben, deren Ursache nur chemischer Natur sein kann. Es läge danach also eine Erscheinung vor, die als eine Form von Chemotropismus gedeutet werden müsse, die den von Pfeffer untersuchten Verhältnissen bei Flagellaten und Bakterien ähnlich sei.

In späteren Arbeiten hat Verworn seine Anschauungen für eine mechanische Erklärung der bei einzelnen Bewegungserscheinungen lebender Plasmamassen auftretenden Verhältnisse zu einer Theorie weiter ausgebaut, die uns hier näher interessiert. Auch ist sie in der Folge von einzelnen Autoren (Jensen, Schaudinn) zur Erklärung unserem Problem ähnlicher Vorgänge herangezogen worden.

Verworn sucht die bei der Protoplasmabewegung auftretenden Erscheinungen und zwar sind es „Erregungen“, — einerlei ob es sich um Myxomycetenplasmodien oder Amöben oder Pseudopodien von Foraminiferen handele, — auf zwei Phasen zurückzuführen, die der Expansion und Kontraktion.[1]) Bei der ersteren besteht das Bestreben der Protoplasmamassen sich zentrifugal in das umgebende Medium auszubreiten, während die Erscheinung der Kontraktion eine zentripetale, rückströmende Bewegung hinausgeflossenen Plasmas bedeutet.[2])

Derartige „kontraktorische Erregungen“ spielen bei den bisher

[1]) Max Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena, Fischer 1892. Später auch „Lehrbuch der allgem. Physiologie“, zunächst 1. Aufl., 1895, S. 481.

[2]) Verworn gibt auch 1892, S. 36 ff. eine ursächliche Erklärung über den Mechanismus der Protoplasmabewegungen. Er kommt hierbei zu folgenden Schlüssen: „Die dauernd wirksame physiologische Ursache, die der Ausbreitungs- oder Expansionserscheinungen nackter Protoplasmamassen ist die Affinität gewisser Teile zum Sauerstoff des Mediums. Daneben können unter Umständen auch andere chemische Stoffe, besonders Nahrungsstoffe, welche chemische Affinität zu Teilen des Protoplasmas haben, Ausbreitungserscheinungen veranlassen.“ S. 51: „Das Strömen des gereizten Protoplasmas in zentripetaler Richtung ist also ebenfalls eine chemotropische Erscheinung, und zwar ein Chemotropismus nach gewissen, unter Mitwirkung des Kerns gebildeten Stoffen, die in der Umgebung des Kerns, also im Zentrum des Körpers, am dichtesten angehäuft sind.“

erwähnten Beispielen aus der Literatur, sowie bei der Nichtvereinigung von Plasmodien zweier verschiedener Spezies, als auch ferner beim Zusammentreffen jener Amöben eine Rolle, welche die Verschmelzung nicht eingehen. Trotzdem sie, wie wir gesehen haben (VI b, c), sich aneinanderlegen, gehen sie doch wieder auseinander. Am deutlichsten konnte gelegentlich des Versuches, ein Plasmodium von Didymium mit einem solchen von Chondrioderma zu vereinigen, kontraktorische Erregung beobachtet werden. Auch bei den auseinandergehenden Amöben läßt sich beobachten, daß sie eine kontraktorische Erregung zeigen, ja sie runden sich sogar gewöhnlich nach der Berührung ab. Die bereits S. 511 u. 538 erwähnten von JENSEN beobachteten Verschmelzungsvorgänge bei den Foraminiferen Orbitolites und Amphistegina liefern weitere lehrreiche Beispiele.

Pseudopodien von Amphistegina ließen sich niemals mit solchen von Orbitolites zur Vereinigung bringen. Aber ebensowenig vereinigen sich auch nicht Pseudopodien derselben Art, wenn sie nicht von demselben Tiere herstammen. Sowohl solche Pseudopodien am selben Tier, die sich einander näherten oder auch vom selben Individuum abgeschnittene, später anderen desselben Individuums genäherte, vereinigten sich durch Verschmelzung. JENSEN erörtert eingehend die physikalischen Hindernisse, die einer Verschmelzung von Plasmamassen im Wege stehen können.[1]) Seiner Ansicht nach spielen aber bei der Nichtverschmelzung von Pseudopodien verschiedener Individuen andere Ursachen mit. Er sagt a. a. O. 185: „Es handelt sich dabei nicht um eines der oben erörterten physikalischen Hindernisse (siehe Anm.), sondern die Erscheinung findet in ganz anderer Weise darin ihre Begründung, daß jeder Berührung eine kontraktorische Erregung auf beiden beteiligten Pseudopodien auf dem Fuße folgt, wodurch jegliche Vereinigung unmöglich gemacht wird.“ Da sich aber die Pseudopien desselben Tieres, auch wenn sie abgeschnitten waren, beim Zusammentreffen nicht kontraktorisch erregen, so ist nach

[1]) Zu jenen physikalischen Hindernissen rechnet er (a. a. O., S. 175) die sich unter Umständen erhaltende kapillare Wasserschicht zwischen den beiden Protoplasmen. Sie läßt sich nicht verdrängen und vereitelt eine direkte Berührung. Eine weitere Erschwerung für das Zusammentreffen stellen jene hypothetischen Grenzschichten M. SCHULTZE's und auch KÜHNE's dar. In erster Linie indessen steht der Verschmelzung „eine erhebliche Oberflächenspannung als Ausdruck chemischer Unterschiede der sich berührenden Substanzen“ entgegen. Dieses letztere Hindernis kann nicht überwunden werden. Jedoch beim Fehlen desselben unter günstigen Umständen die beiden anderen (ebenda S. 176).



JENSEN damit gezeigt, daß kontraktorische Erregungen nur für das Zusammentreffen verschiedener Individuen gelten (S. 189). Danach muß „das Protoplasma verschiedener Individuen physiologisch verschieden sein“. Bei der Überlegung, welche Ursachen jene physiologischen Unterschiede bewirken, glaubt JENSEN, es erscheine am zwanglosesten an einen chemischen Reiz zu denken, der von irgend einem Unterschied in der chemischen Zusammensetzung der Protoplasmen verschiedener Individuen herrühre.[1])

JENSEN versucht ferner noch auf die Möglichkeiten einzugehen, die sich bieten, um eine Vorstellung von der Entstehung der kontraktorischen Erregung bei der Berührung verschiedenartiger Protoplasmen zu gewinnen. Er glaubt zunächst, daß „die Annahme einer indirekten Wirkung, derart, daß diese von normalen Stoffwechselprodukten der beiden Protoplasmen ausgehe“, — „wenig befreunden möchte.“ Die Tatsache, daß die Wirkung erst bei unmittelbarer Berührung der Pseudopodien zur Geltung komme, mache indessen einen derartigen Zusammenhang unwahrscheinlich. JENSEN nimmt viel eher an, daß infolge der Berührung beiderseits Sekrete ausgestoßen würden, welche im Sinne der obigen Angabe M. SCHULTZE's eine zerstörende Wirkung hätten; dieselben wären zwar für die eigenen Pseudopodien unschädlich, nicht aber für anders beschaffene.

Eine weitere Möglichkeit erblickt JENSEN darin, „daß zwischen den verschiedenen Protoplasmen chemische Affinitäten in Kraft träten durch deren plötzliche Sättigung auf beiden Seiten das Gefüge der lebendigen Substanz zerrissen würde.“

JENSEN versucht des weiteren noch einige biologische Erklärungen zu geben, die im wesentlichen darauf fußen, daß in der Unmöglichkeit der Verschmelzung von Zellen der gleichen Art, aber nicht desselben Individuums eine „Vorkehrung für die Aufrechterhaltung der selbständigen Individualität“ zu erblicken sei, da diese auch in den meisten Fällen am besten der Erhaltung der Art diene.[2])

Die verschiedenen Möglichkeiten, welche den mechanischen Vorgang der Verschmelzung bestimmen können, sind von JENSEN mit

---

[1]) S. Anm. 1 S. 54.

[2]) F. SCHAUDINN hat ebenfalls in einer Abhandlung „Über Plastogamie bei Foraminiferen“, Sitzungsber. d. Ges. naturw. Freunde, Berlin 1895, S. 179, beobachtet, daß bei einer Patellina innerhalb derselben Art nicht alle Pseudopodien verschmolzen. Es gelang ihm indessen festzustellen, daß die einzelnen physiologisch verschieden reagierenden Pseudopodien durch ihre Kernverhältnisse morphologisch sehr wohl zu unterscheiden waren.

großer Klarheit auseinander gesetzt worden. Allein seine daran geknüpften Erklärungen, insbesondere die zuletzt erwähnte biologische, erscheinen uns doch etwas gezwungen.

Der Schwerpunkt der verschiedenartigen Reaktion, innerhalb Zellen derselben Art, wird wohl nach den bisherigen Erfahrungen der fortpflanzungsphysiologischen Forschung in ungleichen Ernährungsbedingungen liegen. Aus der von Jensen gefundenen Tatsache geht doch hervor, daß die vom selben Individuum ausgehenden Pseudopodien verschmelzen. Das tun sie eben deshalb, weil sie sich unter den gleichen Ernährungsbedingungen befinden. Auch das abgeschnittene Pseudopodium, daß mit einem anderen noch am selben Individuum befindlichen Pseudopodium verschmolz, befand sich immer noch in demselben Ernährungszustande. Daß Pseudopodien verschiedener Individuen sich nicht vereinigten, lag einfach daran, daß sie verschieden ernährt waren.

Hätte Jensen noch den lohnenden Versuch gemacht, ein abgeschnittenes Pseudopodium mit einem anderen am Mutterindividuum befindlichen erst dann zur Vereinigung zu bringen, nachdem er es eine Zeitlang anders ernährt hätte, so wäre, mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, eine Verschmelzung gewiß ausgeblieben.

Die ernährungsphysiologischen Eigenschaften eines Organismus sind aber doch gleichzeitig der Ausdruck ihrer chemischen und damit auch ihrer osmotischen Eigenschaften. Für die Verschmelzung zweier Organismen ist ferner die erste Voraussetzung, daß sie die Fähigkeit besitzen, sich miteinander zu vermischen. Dieser Vermischungsprozeß wird nun aber am ehesten möglich sein, wenn die sich mischenden Substanzen gleiche, resp. annähernd gleiche chemische Beschaffenheit besitzen. Die letztere wird gewiß aber dann am besten gewährleistet sein, wenn beide Konfluenten gleich ernährt sind. Unter diesen Umständen werden sie mit größerer Wahrscheinlichkeit ein gleichartiges Continuum bilden, als wenn auf beiden Seiten chemisch verschiedene Stoffe, die das Bedürfnis nach einer gewissen Ergänzung besitzen, eine Vereinigung bewirkten. Mit den chemischen Eigenschaften nackter Protoplasmamassen, die in der Tat Flüssigkeitstropfen sehr ähnlich sind — so daß Analogieschlüsse erlaubt sein mögen —, hängt aber auch ihre physikalische Konstitution zusammen. Die letztere ist wiederum nichts weiter als der Ausdruck der im Organismus vorhandenen Spannungs- und Dichtigkeitsverhältnisse des Plasmas (resp. des Tropfens). Sie gibt sich insbesondere in der Oberflächenspannung des letzteren zu erkennen. Bei chemisch gleichartigen Körpern wird daher bei der unmittel-

baren Berührung die Spannung an der gemeinsamen Oberfläche verschwinden. Und hierin liegt gerade ein sehr wichtiger Umstand für die Verschmelzung: der Unterschied in den Oberflächenspannungen muß für die letztere gleich null werden. Wir möchten daher unter den erwähnten Gesichtspunkten kaum annehmen, daß „zwischen den verschiedenen Protoplasmen chemische Affinitäten in Kraft treten".[1])

Aber auch dann, wenn wir wüßten, daß die Konfluenten chemisch gleichartige Beschaffenheit für die Verschmelzung als allgemeine Bedingung besitzen müßten, bliebe immer noch die Frage nach den Bedingungen, welche jenen Verschmelzungsprozeß auslösen. Es läßt sich vermuten, daß von dieser Seite aus, mit Hilfe des Experiments dem Problem am ehesten wird näher zu kommen sein.

Es gibt eine Reihe von Fällen, die bei dem Auslösungsvorgang möglich wären.

Einmal könnte die Wirkung der Stoffwechselprodukte in Betracht kommen. Sie könnten möglicherweise chemotropisch wirken. Aber auch Giftstoffe,[2]) die von den Stoffwechselprodukten gebildet werden, könnten als Reizmittel einen fördernden Einfluß auf die Verschmelzung ausüben.

Der einfachste Fall wäre vielleicht der, daß die bloße mechanische Berührung (ein Stoß), die Vereinigung der chemisch gleichartigen Protoplasmen auslösen würde. Wäre das der Fall, dann würde die ganze Fortpflanzung, beispielsweise bei gewissen Mycetozoen, auf dem bloßen Zufall beruhen, daß gerade die geeigneten Komponenten zusammentreffen. Aus biologischen Gründen erscheint indessen ein derartiger Zufall unwahrscheinlich.

Weitere Möglichkeiten ergeben sich daraus, ob wir eine äußere

---

[1]) G. Berthold bespricht in seinen „Studien über Protoplasmamechanik" (Leipzig 1886, S. 108) ebenfalls den Vorgang der Verschmelzung von Pseudopodien. Er geht hierbei aber von der nicht zutreffenden Voraussetzung aus, daß die Pseudopodien derselben Individuen und derselben Arten untereinander verschmelzen können. „Es ist nicht anzunehmen, daß in solchem Falle — (Individuen derselben Spezies, Verf.) — bei der unmittelbaren Berührung der Protoplasmamassen merkbare Spannungskräfte sich entwickeln werden, denn als sich entsprechende Teile desselben Organismus oder als Individuen derselben Art werden sie wesentlich gleiche Zusammensetzung besitzen, und es ist klar, daß unter solchen Umständen die Spannung an der gemeinsamen Oberfläche verschwinden muß. Für die Plasmakörper zweier Organismen verschiedener Art wird diese Voraussetzung aber im allgemeinen nicht zutreffen und es wird bei ihnen darum auch Verschmelzung nicht erfolgen können."

[2]) Klebs, Pringsheim's Jahrb., S. 34/35.



Rinde, — die, wenn auch nicht histologisch[1]) wahrnehmbar, aber doch chemisch differenziert sein könnte, — für die Protoplasmen annehmen wollen. Es kann sich da um eine als Grenzschicht des Protoplasmas gegen das Wasser gebildete Haut im Sinne von Kühne und Pfeffer oder jene Schultze'sche Kontaktmembran handeln. Sehr wahrscheinlich wird eine derartig chemische differenzierte Haut, die durch irgend einen Einfluß gesprengt, durchbohrt oder resorbiert wird, vorhanden sein.

Nach den Beobachtungen derjenigen Forscher, die den Verschmelzungsvorgang an lebenden Objekten verfolgt haben, findet jedesmal ein Aufplatzen, wie bei einer gefüllten Blase, mit nachherigem Ausfließen aus dem Innern statt, ein Umstand, der für die Existenz einer Hautschicht sprechen möchte.

Nachdem wir bei unseren Mycetozoen gesehen haben, daß die Verschmelzung nur bei Amöben eines bestimmten Ernährungszustandes in einer qualitativ veränderten Nährflüssigkeit stattfindet, wird es unsere Aufgabe sein, in weiteren Untersuchungen die Zusammensetzung jenes umgewandelten Nährmediums,[2]) resp. die Wirkung einzelner Stoffe desselben auf die Amöben, näher zu studieren.

---

[1]) Gaidukoff führt in den Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIV, 1906, S. 192 ff. und 588 an, daß ultramikroskopische Beobachtung weitere Aufschlüsse zum Verständnis von Verschmelzungsprozessen und der Plasmahaut gewähren würden.

[2]) Daß jene Flüssigkeit gerade einen befördernden Einfluß auf die Plasmodienbildung ausübt, teilten wir S. 530 mit.

Referate.

Wundt, Wilhelm, Grundzüge der physiologischen Psychologie. Fünfte völlig umgearbeitete Auflage. III. Band, mit 75 Abbildungen im Text. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1903, 796 Seiten.

Über Bd. I und II dieser neuen Auflage des bekannten Werkes ist bereits im III. Bande dieser Zeitschrift (s. Referate, S. 70 ff., 1904) Bericht erstattet worden. Dort wurde auf die zum Teil tiefgreifende, mit Volumzunahme verbundene Neugestaltung des Werkes hingewiesen, welche durch das Hinzukommen einer großen Menge neuer Erfahrungen und die Anpassung der Anschauungen des Verf. an diese erfordert wurde.

Über den reichen Inhalt dieses Bandes sei zunächst eine Übersicht in Form der Kapitelüberschriften gegeben: Kapitel XV (S. 1—106): Zeitvorstellungen; Kapitel XVI (S. 107—241): Vorstellungsgefühle und Affekte; Kapitel XVII (S. 242—319): Willensvorgänge; Kapitel XVIII (S. 320—517): Bewußtsein und Vorstellungsverlauf; Kapitel XIX (S. 518—641): Psychische Verbindungen; Kapitel XX (S. 642—676): Anomalien des Bewußtseins; Kapitel XXI (S. 677—752): Naturwissenschaftliche Vorbegriffe der Psychologie; Kapitel XXII (S. 753—793): Prinzipien der Psychologie.

Auf die in den beiden letzten Kapiteln enthaltenen „Schlußbetrachtungen" sei wegen ihrer engen Beziehungen zu den allgemeinsten physiologischen Problemen etwas näher eingegangen. Im Kapitel XXI finden wir folgende Gegenstände behandelt:

1. Logische Grundlagen der Naturwissenschaft; 2. Mechanik und Energetik; 3. Mechanismus und Vitalismus; 4. Kausalität und Teleologie psychophysischer Lebensvorgänge.

Kapitel XXII ferner enthält die Gegenstände:

1. Der Begriff der Seele; 2. Prinzipien der psychischen Kausalität.

Wie schon nach den zusammengestellten Überschriften zu erwarten ist, umfassen diese Schlußbetrachtungen viele interessante Fragen. Aber gerade in solchen allgemeinen Erörterungen macht sich die häufig etwas breite und wenig prägnante Darstellungsweise des Verf. besonders bemerkbar, wozu noch störend hinzukommt, daß die Begründung seines philosophischen Standpunktes manches zu wünschen übrig läßt. Gegen die von ihm vertretene „mechanische Naturanschauung", welche zu dem unüberbrückbaren Gegensatz des Physischen zum Psychischen führt, sind in neuerer Zeit, besonders von seiten des modernen Positivismus,

sehr eindringliche Einwände geltend gemacht worden, deren Berücksichtigung nicht mehr umgangen werden kann; als Vertreter dieser positivistischen Richtung, welche der im letzten Grunde metaphysischen mechanischen Naturauffassung entgegentritt, sind SCHUPPE, MACH, AVENARIUS, PETZOLDT, VERWORN, ZIEHEN u. a. zu nennen. Der Verf. berührt diese Anschauungen nur ganz flüchtig und zeigt bei dieser Gelegenheit, daß er in das Verständnis derselben durchaus nicht eingedrungen ist. Die Andeutungen über den „Empiriokriticismus" von AVENARIUS (S. 376) und die im wesentlichen unrichtige Charakterisierung der Bestrebungen MACH'S (S. 703 Anm. 1 und S. 722) beweisen das deutlich.

Wie sich der Verf. zu dem für den psychophysischen Standpunkt ausschlaggebenden Substanzproblem stellt, ist aus seinen verschiedenen Äußerungen über dieses nicht mit Sicherheit zu entnehmen. Obgleich er sich an mehreren Stellen gegen den Gebrauch des metaphysischen Substanzbegriffes ausspricht und diesen nur als „heuristisches" Prinzip verwertet wissen will, so lassen seine Ausführungen doch kaum einen Zweifel darüber, daß er sich in seinem Denken von diesem metaphysischen Begriff nicht freigemacht hat. Es ist ja auch einleuchtend, daß eine „mechanische Naturansicht", wie sie der Verf. vertritt, mit dem metaphysischen Substanzbegriff steht und fällt. Im letzteren Falle bleibt dann nur der Übergang zum Positivismus oder zu einer idealistischen oder spiritualistischen Anschauung übrig.

Vielleicht um einer derartigen Nötigung auszuweichen, beschränkt sich der Verf. an kritischen Punkten einfach auf die Konstatierung der gegebenen „physischen" und „psychischen" Erscheinungen. Von diesen sagt er: „Sie sind beide weder identisch noch ineinander transformierbar, denn sie sind an sich unvergleichbar; aber sie sind einander in der Weise zugeordnet, daß gewissen psychischen gewisse physische Vorgänge regelmäßig entsprechen oder, wie man sich bildlich ausdrückt, daß beide ‚einander parallel gehen'" (S. 769). Man möchte wohl erwarten, daß diese wichtigen Verhältnisse einer weiteren Analyse unterworfen würden, wie das durch MACH u. a. in streng sachlicher, man darf vielleicht sogar sagen, hypothesenfreier Weise geschehen ist; zumal da der Verf. anderen verwandten, aber doch nicht gleich wichtigen Problemen, wie dem Verhältnis der Mechanik zur Energetik usw. ausführliche Erörterungen widmet. Die angeführten Mängel sind vielleicht auch der Grund dafür, daß manche hierher gehörige bedeutungsvolle Fragen überhaupt kaum zu Worte kommen, wie z. B. die Probleme von der eindeutigen Bestimmtheit des psychischen Geschehens und von der einheitlichen Gesetzmäßigkeit der physischen und psychischen Vorgänge.

Die Kritik, welche der Verf. an der Energetik als Weltanschauung, ferner an der Mechanik von H. HERTZ usw. übt, gewährt gewiß manche wertvollen Anregungen. Doch scheint es mir unzutreffend, wenn die moderne Energetik als nahverwandt mit der Aristotelischen „Energetik" hingestellt und ihr ein teleologischer Charakter zugesprochen wird. Vielleicht hängt diese Mißdeutung mit des Verf. einseitiger Auffassung der Teleologie zusammen. Er übersieht, wie das auch sonst so häufig vorkommt, die Vieldeutigkeit des Wortes „Teleologie", mit dem gewöhnlich ganz verschiedenartige Sachverhalte bezeichnet werden. Man

muß nämlich, wie der Ref. a. a. O. gezeigt hat, streng unterscheiden zwischen wahrer Teleologie, falscher Teleologie und teleologischer Ausdrucksweise; die erstere ist dadurch ausgezeichnet, daß bei dem betreffenden Geschehen Zweckvorstellungen und ihre „physischen Begleitprozesse" mitwirkten, im zweiten Falle wird eine Mitwirkung von solchen irrtümlich angenommen, im dritten Falle wird nur durch den sprachlichen Ausdruck eine solche Mitwirkung von „Zweckfaktoren" vorgetäuscht, ohne daß sie in Wirklichkeit vorhanden ist und angenommen wird. Da der Verf. nur mit einem Teleologiebegriffe operiert, der dem letzten der genannten drei Fälle angehört, so wird er leicht zu Mißverständnissen Anlaß geben. Das macht sich auch besonders bei seinen Ausführungen über den Vitalismus geltend, die nach Ansicht des Ref. mit Ausnahme einiger mehr beiläufiger Bemerkungen den Kernpunkt der Sache nicht treffen.

P. Jensen, Breslau.

Franz, V., Die Welt des Lebens in objektiver, nicht anthropozentrischer Betrachtung. Leipzig 1907. J. A. Barth.

Der Grundgedanke vorliegender Schrift ist die Welt des Lebens von einem objektiven Standpunkt aus zu betrachten. Der Verf. weist darauf hin, daß dies bisher nur von einem anthropozentrischen Standpunkt aus geschehen ist, einem Standpunkt, der das Leben als etwas Besonderes den leblosen Dingen gegenüberstellt, dem Menschen eine besondere Stellung im Tierreich zuschreibt und ihn als Mittelpunkt ansieht. Bei objektiver Betrachtung bestehen jedoch zwischen lebender und lebloser Substanz keine tiefgreifenden Unterschiede. Der zelluläre Bau muß für die lebendige Substanz nicht unbedingt gefordert werden (Moneren Haeckel's), ebenso kann die Eigenbewegung nicht als Kriterium dienen, da viele Tiere und Pflanzen keine Eigenbewegung zeigen, auch das Wachstum nicht, denn wir kennen die Traube'sche Zelle, desgleichen nicht die Fortpflanzung und die Reizbarkeit. Schließlich können auch der Energie- und Stoffwechsel sowie die Zusammensetzung aus Eiweißkörpern nicht als Charakteristika der lebenden Substanz angenommen werden, denn Stoff- und Energiewechsel gibt es auch in der anorganischen Welt und totes Eiweiß finden wir in abgestorbenen Organismen und im Reagensglas des Chemikers. Ein einziger sicherer Beweis des Lebens wäre der Nachweis des Stoffwechsels der Eiweißkörper, doch könnte man sich auch ein Leben ohne Eiweißkörper vorstellen, wenn man z. B. einer Flamme Lebensnatur zusprechen würde. Diese Analogie hat viel Bestechendes an sich; man könnte förmlich von einer Morphologie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte der Flamme sprechen und so zum Ausbau der Roux'schen Hypothese kommen, welche den chemischen Grundprozeß des Lebens wirklich von der Flamme, also schon aus der Zeit des glühenden Erdballes ableitet.

Der Mensch hinwiederum nimmt keine besondere Stellung im Tierreich ein, seine angeblich höher stehende Organisation kann nur vor einem Standpunkt bestehen, der die höhere Organisation in der größeren Menschenähnlichkeit sieht. Würde die Amöbe einen Stammbaum schreiben, so gipfelte derselbe in der Amöbe. Es ist jedoch weder der amöbozentrische noch der anthropozentrische Standpunkt der richtige; es gibt keine Unter-

schiede in der Entwicklungshöhe, es gibt keinen Stammbaum, welcher eine vollkommene Darstellung, der die im Organismenreiche bestehenden verwandtschaftlichen Beziehungen ermöglichte.

FRÖHLICH (Göttingen).

Krehl, L., Über die Störung chemischer Korrelationen im Organismus. Nach einem auf der Naturforscherversammlung in Stuttgart gehaltenen Vortrage. Leipzig 1907. F. C. W. Vogel.

K. gibt in seinem Vortrage eine interessante Übersicht über jenes Gebiet der Physiologie und Pathologie, das auch als das der inneren Sekretionen von Organen bezeichnet wird. K. hebt hervor, daß Physiologen und Pathologen schon lange geahnt hätten, daß die Zentralisation des aus den verschiedenartigsten Zellen aufgebauten Organismus nicht bloß auf nervösem, sondern auch auf chemischem Wege vermittelt wird. Vielleicht ließe sich sogar sagen, daß auch die nervöse Erregung nur eine besondere Form der chemischen sei, indem die Wirkungen chemischer Reize auf nervösem Wege fortgeleitet werden.

Die chemischen Korrelationen sind außerordentlich zahlreich; es wird hingewiesen auf die Wichtigkeit der Schilddrüsen, der Nebenschilddrüsen, der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und Nebennieren, der Leber und des Pankreas, der Hypophyse, der Haut, der weißen Blutkörperchen, des Knochenmarks für die richtige Funktion des Körpers und auf die zahlreichen verschiedenen Krankheitssymptome, die bei Störung der Funktion dieser Organe auftreten. Die Mannigfaltigkeit dieser Erscheinungen sei in letzter Linie auf die fermentativen Vorgänge in den Zellen zurückzuführen, die auf die gleichen Prozesse anderer Zellarten modifizierend, aktivierend, erregend und hemmend einwirken. Die Störungen in der chemischen Korrelation sind deswegen so komplizierter Art, daß sie im einzelnen noch nicht zu übersehen sind und bewirken, daß selbst die einfacheren Krankheitsbilder in immer wieder neuen Formen auftreten und dem Arzte neue, oft unlösbare Rätsel aufgeben.

FRÖHLICH (Göttingen).

Baglioni, S., Zur Analyse der Reflexfunktion. Eine kritische, zusammenfassende Darstellung, hauptsächlich auf Grund eigener experimenteller Untersuchungen über die allgemeine Physiologie des Zentralnervensystems. Wiesbaden 1907. J. F. Bergmann.

B. sucht in dieser Abhandlung eine Übersicht über seine bisherigen Untersuchungen über das Zentralnervensystem zu geben. Die Grundfunktion des Zentralnervensystems sind die Reflexe, Vorgänge, die keineswegs als einfache aufzufassen sind, sondern in ihrem Ablauf außerordentliche Koordination und Zweckmäßigkeit erkennen lassen. Diese Koordination der Reflexe ist selbst in den kleinsten isolierten Rückenmarksabschnitten eine so große, daß es naheliegt auch die komplizierter ausschauenden rhythmischen und automatischen Bewegungen auf Reflexe zurückzuführen und auf die Annahme höher gelegener Koordinationszentra zu verzichten.

Nach einer eingehenden Schilderung der namentlich beim Frosch auftretenden Reflexe teilt B. die Reflexmechanismen in zwei Reihen ein, in solche, die durch schädigende Reize veranlaßt werden und bei denen der Umfang und das Wesen der Reflexbewegung in Zusammenhang mit der Intensität und Dauer der angebrachten Reize steht, und solche, die tiefgehende biologische Bedeutung haben und nur durch adäquate Reize ausgelöst werden. Es wird auch auf die Nachwirkung namentlich der nach mechanischem Reiz auftretenden Reflexe hingewiesen, eine Nachwirkung, die durch Hinzutreten anderer Reize gehemmt wird, auch die Reflexe selbst werden gehemmt, wenn ein zweiter Reiz hinzutritt, der durch das Zustandekommen des ersten Reflexes schädigend wirken kann. (Hemmung des Atemreflexes beim Frosch durch mechanische Reizung der Stimmritze.)

Bei eingehender Untersuchung lassen sich nun zwei Arten von Elementen physiologisch differenzieren, die am Zustandekommen der Reflexe beteiligt sind: die motorischen und die sensiblen Elemente, oder auch Koordinationsmechanismen, wie B. die letzteren bezeichnen möchte. Die motorischen Elemente liegen in den großen Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks, bei niedrigen Tieren (Cephalopoden) in bestimmten Ganglien (Gangl. stellatum), sie sind imstande tetanische Erregungen zu vermitteln, ihr Refraktärstadium ist verhältnismäßig kurz, sie bieten dem Sauerstoffmangel und der Narkose einen größeren Widerstand, sie beantworten einzelne elektrische oder mechanische Reize mit langdauernden Erregungen, sie werden von bestimmten Giften elektiv angegriffen (Phenol). Die zweite Art der Zentralelemente zeigt ein verhältnismäßig langes Refraktärstadium, sie ist sehr empfindlich gegen Sauerstoffmangel und Narkose, ihre Erregbarkeit wird durch Strychnin außerordentlich gesteigert. Diese beiden Zentralelemente scheinen für das Zustandekommen von Reflexen unbedingt notwendig zu sein, wenn B. es auch für möglich hält, daß bei niedrigen Organismen eine Art der Elemente genügt.

Zum Schluß wird noch auf die Elektrizitätsproduktion des Rückenmarks und sein außerordentliches Sauerstoffbedürfnis hingewiesen; durch letzteres unterscheidet es sich nicht nur von den übrigen Organen des Körpers, sondern auch vom peripheren Nervensystem. Es sei daher auch bei allen Tieren eine ausreichende Sauerstoffversorgung des Zentralnervensytems vorgesehen; bei Wirbeltieren eine reiche Blutversorgung, bei Tieren ohne Blutgefäße (Sipunculus) befindet sich der Sauerstoff übertragende Farbstoff direkt im Nervensystem aufgespeichert, bei anderen niedrigen Tieren (Medusen) liegen die Ganglienzellen noch im Ektoderm und stehen so in direkter Beziehung mit dem Sauerstoff der Außenwelt.

Fröhlich (Göttingen.)

Haberlandt, G., Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905. W. Engelmann.

Eine vorläufige Mitteilung H.'s über die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt hat bereits in dieser Zeitschrift Besprechung erfahren. Die zusammenfassende Darstellung der Versuche erscheint von so allgemeinem Interesse, daß auch über sie hier berichtet werden soll.

Angeregt wurden die Untersuchungen H.'s durch die wichtige Entdeckung Charles Darwin's, daß die Scheidenblattspitze verschiedener

Graskeimlinge für den Lichtreiz besonders empfindlich ist; war doch durch diese Entdeckung dargetan, daß bei höheren Pflanzen besondere Lichtsinnorgane zur Wahrnehmung der Lichtrichtung auftreten können. Um ihre Lage bei den Blättern festzustellen, suchte H. zu prüfen, inwiefern Blattstiel und Blattspreite an der Erreichung der fixen Lichtlage beteiligt sind. Dabei zeigte es sich, daß das dorsiventrale Blatt in allen Fällen imstande ist die Lichtrichtung wahrzunehmen, daß bei einer Reihe von Pflanzen auch der Blattstiel daran beteiligt ist, während bei anderen Pflanzen der Blattstiel auf Lichteinfall überhaupt nicht reagiert.

Der Ort der Lichtwahrnehmung des Blattes war nur in der Epidermis zu suchen, da in den unteren Zellschichten das Licht durch Reflexion geschwächt und durch die Chlorophyllkörner in seiner Zusammensetzung ungünstig beeinflußt wird. Die Epidermiszelle ist durch ihren Bau, ihre Durchsichtigkeit und ihren Chlorophyllmangel besonders zur Lichtwahrnehmung geeignet, namentlich kommen die verschiedengeformten linsenartigen Vorrichtungen in Betracht, die durch papillöse Krümmungen oder Verdichtungen der äußeren Zellenwände oder durch Umwandlung von Haaren in linsenförmige Gebilde zustande kommen. Dieselben können das Licht auf bestimmte Stellen der Plasmainnenhaut konzentrieren, Stellen, die nach H.s Annahme an verschiedenen Teilen für verschiedene Lichtintensitäten abgestimmt sind und bei Lageveränderung der am stärksten beleuchteten Zone, die Wahrnehmung der veränderten Lichtrichtung vermitteln. Unter Wasser ist die Lichtorientierung zum größten Teil aufgehoben, da die Linsenfunktion der Epidermiszellen durch die Lichtbrechung des Wassers gestört wird.

Von der Linsenfunktion der einzelnen Epidermiszellen kann man sich durch den „Linsenversuch“ leicht überzeugen. Die durch scharfen Schnitt abgetragene Epidermis wird mit der papillösen Seite nach unten in eine Feuchtkammer gebracht und die hintere Epidermisfläche unter dem Mikroskop bei paralleler Beleuchtung betrachtet. In der Regel liegt der Brennpunkt der Epidermislinse vor oder hinter der hinteren Zellfläche, es kommt daher zur Bildung eines Zerstreuungskreises. Nur in vereinzelten Fällen ist die Brennweite gleich der Höhe der Epidermiszellen und dadurch die Möglichkeit der Bildbildung gegeben. (So bei Anthurium Waroqueanum.) Die Seltenheit derartiger Vorkommnisse spricht gleich wie bei den Arthropodenaugen gegen die Möglichkeit einer Bildperzeption.

Die Konzentration des Lichtes hat nun nicht, wie man meinen könnte, dadurch Bedeutung, daß mehr Licht ans Assimilationsgewebe herantritt, das ist gar nicht der Fall, sondern die Linsenvorrichtung dient nur zur Wahrnehmung der Lichtrichtung und die Reaktion auf diese Wahrnehmung stellt das Blatt unter günstigere Beleuchtungsverhältnisse. Dafür spricht das Vorhandensein lokaler Sinnesorgane, die nur aus einer einzigen oder nur wenigen Zellen bestehen, die zwischen weniger günstig eingerichteten Zellen liegen. H. nennt diese Organe wegen ihrer Ähnlichkeit mit den „Richtungsaugen“ mancher niedriger Tiere „Ozellen“. Bei den „Ozellen“ können auch subepidermale Zellen in den Dienst der Lichtwahrnehmung treten. H. schließt seine interessanten Ausführungen mit einem Vergleich der Lichtsinnorgane von Tieren und Pflanzen. Auf die Analogie zwischen „Ozellen“ und „Richtungsaugen“ wurde schon hingewiesen; von den wirk-

lichen Augen unterscheiden sich diese Organe durch das Fehlen besonderer Strukturen, die mit der Lichtperzeption in Zusammenhang stehen.

FRÖHLICH (Göttingen).

Sacharoff, N., Das Eisen als das tätige Prinzip der Enzyme und der lebendigen Substanz. Ins Deutsche übersetzt von Dr. M. RECHTSAMER in Odessa. Mit 15 Abbildungen. Jena, Gustav Fischer, 1902. 83 S. 8⁰. Preis 2,50 M.

Nach dem Verf. beruhen die Lebensprozesse im wesentlichen auf Enzymwirkungen, und umgekehrt sollen alle, auch die außerhalb der lebendigen Zelle vorkommenden, Enzymwirkungen „Lebenserscheinungen" sein (S. 17). Diese Wirkungen würden ausgeübt durch ein eisenhaltiges Nuklein, das „Bionuklein", welches im Organismus einerseits lebendige Substanz bildet, indem es sich mit Nahrungsstoffen zu sehr komplizierten Molekülen verbindet, andererseits oxydative Spaltungen veranlaßt, indem es mittels seines Eisens den Sauerstoff auf die angegliederten Nahrungsstoffe überträgt und so die Spaltungen einleitet.

Die Beweisführung für die Behauptung, daß das „tätige Prinzip" aller Enzyme das Eisen sei, scheint mir schon recht unsicher. Noch kühner ist die Annahme, daß alle Lebensprozesse auf solchen Enzymwirkungen beruhen, nämlich Ernährung und Wachstum, Zellteilung mit Karyokinese, geschlechtliche Fortpflanzung, Protoplasmabewegung, Muskelkontraktion, Nervenerregung, Tätigkeit der Sinnesorgane und des Zentralnervensystems. Daß es sich schließlich nur um unbrauchbare Spekulationen handeln kann, wenn der Verf. die große Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen durch Zurückführung auf ein einziges, und zwar ein recht spezielles Prinzip „erklären" will, das wird jeder erwarten, der die Methoden der exakten Naturwissenschaften kennt und weiß, daß derartige Erklärungen die Kenntnis einer beträchtlichen Menge von Größen und ihrer funktionellen Beziehungen erfordert. P. JENSEN (Breslau).

Loeb, J., Über die Erzeugung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. PFLÜGER's Archiv, Bd. 115, 1906, S. 564—581.

Der Verf. zeigt, daß die Reaktion auf einseitige Belichtung bei einigen Entomostraken und der Alge Volvox sp. durch Einführung gleichzeitiger anderer Reize modifiziert werden kann, indem diese die Erregbarkeit für Lichtreize entweder steigern oder herabsetzen.

Copepoden aus der Familie der Calaniden, welche nur undeutlich positiv heliotropisch waren, zeigten nach Zusatz von kohlensaurem Wasser, Essigsäure oder Salzsäure deutlichen Heliotropismus. Ebenso verhielten sich gewisse Daphniden, und bei diesen kommt als weiterer wirksamer Reiz plötzliche Temperaturerniedrigung dazu, allein oder kombiniert mit Säurezusatz. Neutralisation der Säure hebt auch die Reizwirkung auf, während ein Überschuß von Alkali in gleichem Sinne wie Säurezusatz wirkt. Ähnliche Versuche an Gammarus hat der Verf. bereits an anderer Stelle mitgeteilt.

Greifen also mehrere verschiedene Reize gleichzeitig in denselben

Reflexapparat ein, so ändert sich der Reizerfolg quantitativ. Leider geht aus den Versuchen nicht hervor, ob die Temperaturschwankungen und die Giftwirkung der Säuren und Alkalien steigernd oder hemmend auf die reflektorischen Bewegungen einwirken. Die Geschwindigkeit der Fortbewegung wurde nicht kontrolliert.

Deutlicher ist die Beeinflussung der Lichtwirkung durch Zusatz von Säuren bei der Alge Volvox. Diese Alge ist positiv heliotropisch bei schwachem Licht, negativ bei starkem Licht. Wahrscheinlich kommt diese Reaktion, ähnlich wie beim Galvanotropismus dieser Pflanzen durch verschieden starken Cilienschlag auf der Licht- und Schattenseite zustande. Bei starkem Lichtreiz (direktes Sonnenlicht) bewirkt Zusatz von Kohlensäure, daß die anfangs negativ heliotropischen Algen sich jetzt wie bei schwachem Lichtreiz verhalten, d. h. positiv heliotropisch werden. Die Erregbarkeit für Licht wird also offenbar durch die Säure herabgesetzt, wie denn auch bei längerer Einwirkung bald Lähmung eintritt.

Einige Versuche mit ultraviolettem Licht der Heraeuslampe zeigen, daß dasselbe als starker Reiz wirkt. Balanuslarven werden in demselben negativ heliotropisch und zwar noch deutlicher als in direktem Sonnenlicht. Daphniden und Gammarus sp. werden sehr erregt und schwimmen wild umher; sie scheinen sich dabei von der Lichtquelle zu entfernen.

Die eigenartigen theoretischen Anschauungen des Verf. mögen im Original nachgelesen werden. Er schreibt die Bewegung zum Lichte einer positiv heliotropischen Substanz zu, welche, für gewöhnlich in ihrer Wirkung durch „Antikörper“ gehemmt, durch geeignete Mittel (Säuren) aktiviert werden kann. V. Bauer (Neapel).

Loeb, J., Concerning the theory of Tropisms. Journ of exp. Zoology, Bd. 4, 1907, Nr. 1, S. 151—156.

Der Verf. betont gegenüber Mißverständnissen anderer Autoren, daß er schon 1893 die phototaktische Reaktion von der „Unterschiedsempfindlichkeit“ unterschieden habe. Er drückt nun diese Verschiedenheit so aus, daß Phototaxis eine Funktion der Lichtintensität sei: f (i), während die Unterschiedsempfindlichkeit von einem Differential der Intensität und Zeit abhängig sei: $f\left(\frac{di}{dt}\right)$. Diese Ausdrucksweise erfordert nach Ansicht des Referenten insofern eine Kritik, als die Phototaxis in einem Medium von gleichmäßiger Intensität nicht zustande kommt, sondern als eine reflektorisch regulierte Bewegung an den Reiz gebunden ist, der durch eine Intensitätsdifferenz in einem Zeitdifferential entsteht. Erst der bei der Abweichung aus der Richtung des Intensitätsgefälles entstehende Unterschied in der Reizung der beiden lichtempfindenden Organe eines (bilateralsymmetrischen) Tieres löst den Regulationsreflex aus. Das heißt, wenn man nun einmal die Reizbeantwortung eines Organismus als Funktion von Reizintensitäts- und Zeitdifferentialen ausdrücken will, so gilt eben für alle Reaktionen dasselbe Schema, zum mindesten für Phototaxis und Unterschiedsempfindlichkeit.

Das wird noch deutlicher, wenn wir durch Beispiele erfahren, was der Verf. unter Unterschiedsempfindlichkeit versteht. Als erstes führt er den Beschattungsreflex eines Röhrenwurmes an: „If we move our hand

between the animal and the source of light it rapidly withdraws into its tube as soon as the shadow strikes it." Dieser Reflex ist von der reflektorischen Bewegungsregulierung, die eine zum Licht gerichtete Bewegung zur Folge hat, nur durch den Effekt unterschieden; einmal ist es das stärkere Ausgreifen der Bewegungsorgane einer Seite, das andere Mal Kontraktion des ganzen Tieres, welches auf denselben Reiz (Abnahme der Lichtintensität) eintritt.

Das zweite Beispiel ist ganz anderer Art. Wie man Bacterium photometricum im Optimum innerhalb eines Lichtintensitätgefälles wie in einer Falle fangen kann, dadurch, daß jede zufällige Bewegung aus diesem Optimum heraus als Reiz wirkt, so kommen auch verschiedene Tiere in einem Optimum zur Ruhe, wenn ihnen verschiedene Intensitäten geboten werden. Regenwürmer und Planarien z. B. werden durch Lichtreize zu lebhafter Bewegung veranlaßt, während sie im Dunkeln fast bewegungslos sind; der Erfolg ist, daß sie in Gefäßen mit abnehmender Lichtintensität im dunkelsten Teil zur Ruhe kommen, falls sie zufällig infolge der im helleren Teil gesteigerten Bewegung hineingeraten: „They come to rest in those regions which are more weakly illuminated than the sorrounding areas."

Wenn auch diese Reaktion von dem Beschattungsreflex recht verschieden ist, so daß es kaum gerechtfertigt erscheinen dürfte beide mit demselben Namen „Unterschiedsempfindlichkeit" zu belegen, so spielt doch auch hier die Intensitäts**differenz** und, da es sich um eine Bewegungsreaktion handelt, die **Zeit**, in der sie abläuft, eine maßgebende Rolle.

Wie überall, so liegt auch auf dem Gebiete der Sinnesphysiologie eine große Gefahr in der Schematisierung der Lebenserscheinungen.

V. Bauer (Neapel).

Esterly, C. O., The reactions of Cyclops to light and to gravity. Americ. Journ. of Physiol., Bd. 18, 1907, S. 47—57.

Die Untersuchung soll einen Beitrag liefern zur Frage nach den Ursachen der rhythmischen Tiefenwanderungen des Planktons. Bekanntlich beteiligen sich durchaus nicht alle Copepodenarten an diesen Wanderungen, und es muß daher auffallen, daß wir über das ökologische Verhalten der untersuchten Art (Cyclops albidus Jurine ♀) nichts erfahren. Der Verf. erwähnt nur, daß das Material in Teichen bei Cambridge Mass. gefischt und mehrere Monate im Aquarium gehalten, zum Teil auch den Süßwasserbassins des Museum of Comparative Zoology entnommen wurde.

Der Phototropismus dieser Tiere wurde in der Weise geprüft, daß eine kleine Anzahl in einem sonst geschwärzten rechtwinkligen Glasgefäß durch eine Seitenwand mit dem Licht einer Nernstlampe bestrahlt wurde. Die zur Verwendung gekommenen Intensitäten sind 8, 420, 825, 1700 und 2200 Meterkerzen. Durch häufige Zählung der Tiere, die sich in der dem Licht abgewandten Hälfte des Gefäßes befinden, und nachherige Berechnung auf den Durchschnitt wird die Art der Reaktion festzustellen gesucht. Leider erfahren wir nicht die Gesamtmenge der Zählungen und die Schwankungen der Werte, sondern nur den Durchschnittswert in Prozenten der beobachteten Tiere. Über die Genauigkeit der Methode läßt sich daher nichts sagen, um so weniger, als auch der Zeitpunkt des

Eintretens der Reaktion und die Geschwindigkeit der Fortbewegung nicht mitgeteilt wird.

Die Reaktion der Tiere ist nun eine verschiedene, je nachdem sie vor dem Versuch im Hellen oder unter Lichtabschluß gehalten wurden. Im ersten Falle sind sie negativ phototropisch, d. h. es wurden 61,4—91,1 Proz. in der lichtabgewandten Hälfte des Gefäßes gezählt. Im zweiten Falle reagieren sie bei 8 Meterkerzen unbestimmt (ca. 50 Proz. in der dunkleren Hälfte), bei 420 Meterkerzen und darüber negativ.

Nach Ansicht des Ref. ist die nächstliegende Deutung dieses Verhaltens, daß die Dunkeltiere bei plötzlicher Belichtung supramaximal gereizt werden, wodurch die reflektorische Einstellung, welche wahrscheinlich auf verschieden starker Reizung der beiden Augen beruht, ausgeschaltet wird. Die Reaktion kann daher zunächst nicht eintreten, sondern erst wenn die Tiere hell adaptiert sind, und dies dürfte bei stärkeren Intensitäten rascher erfolgen. Leider ist das Verhalten gerade in den ersten 5 Minuten nach der Belichtung nicht beobachtet worden. Keinesfalls aber kann die Reaktion von Tieren, welche stundenlang unter völligem Lichtabschluß gehalten und dann plötzlich intensiv beleuchtet werden, verglichen werden mit der Wanderung in die Tiefe bei Eintritt des Morgengrauens. In der Natur tritt ein sehr langsames Hellerwerden nach keineswegs vollkommener nächtlicher Dunkelheit ein, im Versuch folgt auf den reizlosen Zustand ein plötzlicher intensiver Reiz. Es erscheint daher befremdlich, wenn der Verf. aus den mitgeteilten Versuchen den Schluß zieht: „. . . a phototropic response has comparatively little to do in bringing about an upward or downward migration".

Eine weitere Reihe von Beobachtungen bezieht sich auf den Geotropismus derselben Art.

In einem zylindrischen Gefäß halten sich die Krebse im Licht meist in der Nähe des Bodens auf, während sie im Dunkeln in höhere Schichten aufsteigen. Bei plötzlicher Beleuchtung, auch von unten her, sammeln sie sich wieder am Boden, zum Teil durch passives Absinken. Nach länger dauernder Verdunkelung findet sich der größere Teil ebenfalls im unteren Ende des Gefäßes ein. Der Verf. glaubt aus diesem Verhalten schließen zu dürfen, daß die Schwerkraft einen größeren Einfluß auf die Bewegungsrichtung der Tiere ausübt als das Licht, ohne jedoch in die genauere Analyse der Erscheinungen einzutreten. V. BAUER (Neapel).

Referate.

Nathansohn, Alexander, Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. Abh. d. Math.-Phys. Klasse d. königl. Sächs. Ges. der Wissenschaften, Bd. XXIX, Leipzig 1906.

Die Ergebnisse der biologischen Meeresforschung haben gezeigt, daß die Verteilung von Planktonorganismen in einem bestimmten Meeresteile nach Zeit und Ort bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterworfen ist. Bekanntlich hat VICTOR HENSEN zuerst versucht, eine Methode zum Studium der quantitativen Verbreitung des Planktons einzuführen, der im Laufe des letzten Jahrzehnts weitere gefolgt sind. Hand in Hand mit diesen Untersuchungen gingen solche, welche die Frage beantworten sollten: Von welchen äußeren und inneren Faktoren hängt die Produktion lebender Organismen in einer bestimmten Region des offenen Meeres ab? Ganz anders liegen die Verhältnisse im Meere, als man sie durch vergleichende Betrachtung der Vegetation des Festlandes erwarten durfte. Während hier das Maximum der Produktion in den der tropischen Zone genäherten Ländern liegt, finden wir die Meere der kälteren Regionen gegenüber denen der wärmeren organismenreicher. BRANDT hat 1899 in seinem: „Stoffwechsel im Meere" dieses entgegengesetzte Verhältnis durch die Theorie zu erklären versucht, daß in niederen Breiten, in denen man eine größere Organismenentwicklung annehmen müßte, infolge der günstigeren Bedingungen ein so starker Prozentsatz denitrifizierender Bakterien vorkäme, der der Produktion anderer organischer Substanz hindernd in den Weg trete. In der vorliegenden Abhandlung hat der Verf. versucht, die BRANDT'sche Theorie durch eine neue zu ersetzen. Sie ist so einfach und ansprechend, daß man sich wundern muß, daß vor NATHANSOHN noch niemand auf seine Erklärung gekommen ist. Wenn auch noch große Lücken vorhanden sind, die erst Untersuchungen mit weiterem, ausreichenderem Tatsachenmaterial ausfüllen werden, so gibt uns die N.'sche Theorie schon heute über viele bisher fragliche Erscheinungen guten Aufschluß. Der Verf. beginnt zunächst mit einer Widerlegung der BRANDT-schen Stickstoffbakterientheorie. Er zeigt, daß eine Notwendigkeit für die Annahme einer Tätigkeit denitrifizierender Bakterien, welche Nitrate und Nitrite spalten, nicht besteht. Ihr Vorkommen im Meer ist zwar ein allgemeines, aber ihre denitrifizierende Tätigkeit ist für das offene Meer nicht von Belang, da dort stickstoffbindende Bakterien weder Nitrate noch Nitrite bilden. (Einzelheiten mögen im Original nachgelesen werden.) Es ist ferner zu berücksichtigen, daß zwar die kühleren Meere

im allgemeinen organismenreicher sind, als die wärmeren, daß aber ein durchgehender Parallelismus zwischen Wassertemperatur und Planktonmenge keineswegs besteht. Beispiele hierfür liefern die Resultate der Planktonexpedition des „National“ und des „Challenger“. — Nach NATHANSOHN's Anschauung sind vielmehr vertikale Wasserbewegungen für die Produktion des Phytoplanktons von größter Bedeutung. Man stelle sich ein abgeschlossenes Wasserbecken vor, in dessen oberflächlichen Schichten unter dem Einfluß der Sonnenstrahlen eine rege Pflanzenproduktion, und durch sie auch ein reiches Tierleben entsteht. Die toten Leiber dieses Planktons ernähren, indem sie herabfallen, die am Grunde lebenden Organismen. Mit der Zeit bringt das ständige Hinabfallen es mit sich, daß das Planktonleben der Oberfläche nährstoffärmer wird, besonders an den weniger vorhandenen Stoffen, Phosphorsäure- und Stickstoffverbindungen. Dafür tritt in der Tiefe hier eine Anhäufung der den oberflächlichen Schichten fehlenden Nährstoffe, die aus Zersetzungsprozessen der Tierleiber entstehen, ein; und dieses Seewasser kann nur sehr langsam durch Diffusion in die Höhe gelangen. Würde nun durch irgendwelche lokale Ursachen eine Vertikalströmung hervorgerufen, derzufolge das Tiefenwasser in die Höhe dringt, so würde gewiß durch jene Wasserströmung eine Zufuhr der oben fehlenden Nährstoffe erreicht und damit die Entfaltung eines reichen Planktonlebens. Dieses fiktive Beispiel erinnert an die tatsächlich im Mittelmeer beobachteten Vertikalwanderungen. — Sind nun aber auch die großen Züge der quantitativen Organismenverteilung im Meere auf dieses Prinzip zurückzuführen? Tatsächlich enthalten nun die durch Vertikalströmungen bevorzugten Meere hoher Breiten im Gegensatz zu gemäßigteren Zonen größere Planktonentwicklung.

Man könnte glauben, daß infolge von Abkühlung der oberflächlichen Schichten vertikale Wasserbewegungen entstehen. Während des Sommers werden die oberflächlichen Schichten von der Sonne durchwärmt. Diese Durchwärmung nimmt nach unten zu allmählich ab. Werden im Winter die obersten Wasserlagen kühler, dann sinken sie, da sie schwerer als die tiefer liegenden sind, nach unten, bis sie auf eine gleichkalte, daher auch gleichschwere Schicht treffen. Und zwar ist die Vertikalzirkulation um so tiefer, je stärker die oberflächliche Abkühlung ist. Diese Tatsache vermag aber nicht allein den Unterschied der Produktionsfähigkeit verschiedener Meere zu erklären, da hierdurch die Möglichkeit für eine Durchmischung des Wassers bis auf den Boden gegeben ist. Andere Vorgänge, die mit dem großen System der ozeanischen Vertikalzirkulation zusammenhängen, spielen jedoch eine größere Rolle. Das südliche Eismeer liefert ein gutes Beispiel hierfür. Eisberge, viele hundert Meter tief, gelangen mit wärmerem Wasser aus niederen Breiten in Berührung. Das durch Abschmelzen des Eisberges an einer Fläche entstandene Süßwasser wird durch schwereres Salzwasser, das sich beim Steigen mit diesem zum Teil vermischt, in die Höhe getrieben. Ein Oberflächenstrom entsteht (PETTERSSON 1900), der durch ständiges Aufsteigen von Tiefenwasser gebildet wird. Gleichzeitig sinkt aber auch salziges Wasser, das durch die Abkühlung schwerer geworden ist, zu Boden und bewegt sich als Bodenstrom in einer mit dem Oberflächenstrom gleichsinnigen Richtung. Nach dem hydrostatischen Grund-

gesetz muß aber ein Teil dieses sinkenden Wassers an den Stellen wieder emporsteigen, an denen der abwärts gerichtete Druck des sinkenden Wassers nicht besteht. Auf diese Weise gelangt es zu dem auf den Eisberg zugerichteten Strom und wird so wieder durch den Schmelzprozeß der Oberfläche zugeführt. Es entsteht also ein verdünnter Oberflächenstrom, durch einen komplizierten Vertikalzirkulationsvorgang, an dem bis zu einem gewissen Grade alle Schichten beteiligt sind. —

NANSEN hat gezeigt, daß die Polarströme zum Teil aus dem Wasser bestehen, das aus den sibirischen Strömen in das Polarbassin übergeht. Im Laufe seiner westwärts gerichteten Bewegung wird es immer salzreicher infolge der Vermischung mit Tiefenwasser. In noch höherem Maße spielt der Auftrieb von Tiefenwasser in nordatlantischen Gebieten eine Rolle, wo warme und kalte Oberflächenströme aufeinander treffen. Hierbei überlagert natürlich der leichtere den schwereren Wasserstrom.

„Der warme Strom ist salzreicher, der kalte salzärmer, und so hängt das Verhältnis der Dichten davon ab, ob die Differenz der Temperatur die entgegengesetzt wirkende Konzentrationsdifferenz zu kompensieren imstande ist oder nicht. Daraus ergibt sich ein wechselndes Verhalten in den verschiedenen Jahreszeiten. Im Winter wird das warme Wasser naturgemäß stärker abgekühlt, es wird schwerer als das Polarwasser und von diesem überlagert; im Sommer findet das Umgekehrte statt. Da breitet sich das warme atlantische Wasser über dem kalten aus. Diese Überlagerungsvorgänge spielen sich aber keineswegs ausschließlich an der Oberfläche ab; sie bedingen vielmehr einen Kompensationsstrom, der sich durch die ganze vertikale und horizontale Ausdehnung der fraglichen Wassermassen erstreckt.“ Oberflächenwasser sinkt also im Gebiet des schwereren Wassers, während in dem des leichteren der Auftrieb des Tiefenwassers stattfindet, eine Erscheinung, die zur Ausgleichung der Wirkungen der horizontalen Bewegungen stattfindet. NATHANSOHN folgert hieraus, daß im Winter während das Polarwasser das atlantische überlagert, im Gebiete des Polarstroms ein Auftrieb stattfindet, während im Sommer dasselbe im atlantischen Stromgebiet eintritt. Somit hat das Frühjahrsmaximum des Planktons seinen Hauptsitz im kalten, das Hochsommermaximum hingegen im warmen Wasser. —

Auch an den Stromgrenzen, wo kalte und warme Strömungen einander berühren, den Stellen, die für die Fischerei von größter Bedeutung sind, liegen die Bedingungen für den Aufstieg des Tiefenwassers sehr günstig. Während des Sommers entwickelt sich in diesen Gebieten ein reiches Diatomeenplankton. — Nicht nur, daß die in relativer Ruhe befindlichen, den entgegengesetzt fließenden Strömen zwischengelagerten Wassermassen mitgerissen werden und so eine Kompensation aus der Tiefe bedingen, — es tritt auch die Wirkung der Erdrotation in Kraft, durch die ein Auseinanderziehen der beiden aneinander vorüberfließenden Strömungen und an ihrer Grenze eine Aspiration bedingt wird. Dies letztere wird besonders in der Übergangszeit geschehen, in welcher die Dichten von polarem und atlantischem Wasser gleich sein. — — —

An Hand von Literaturangaben, u. a. MAKAROW's über die Erscheinungen an den Stromgrenzen der La Pérouse-Straße versucht der Verf. seine Ansichten zu erläutern. Da gerade an den Grenzgebieten

der Nachweis des Auftriebs durch Isothermen und Isohalinen sehr schwer ist, könnten wahrscheinlich chemische Untersuchungen des Tiefenwassers bessere Aufschlüsse geben. Eine Arbeit von NATTERER stellt auch schon die vertikalen Bewegungen (Mittelländ. Meer) durch Untersuchung des Gehalts an salpetriger Säure und Brom fest. — —

Welcher Nährstoff gerade durch sein Aufsteigen aus der Tiefe insbesondere die Produktion der Planktonorganismen steigert, ist eine weitere Frage NATHANSOHN's. Nach seiner Anschauung scheint der Kohlensäure wegen ihrer eigenartigen Bindungsverhältnisse im Meere eine große Rolle zuzufallen. — Eine die Meeresströmungen wiedergebende Erdkarte ist der Arbeit beigegeben. W. F. BRUCK (Gießen).

Zacharias, O., Das Süßwasser-Plankton. In „Aus Natur und Geisteswelt“, B. G. Teubner, Leipzig 1907, 131 S., 49 Abbild.

Das populär gehaltene Schriftchen gibt eine gute Orientierung über die Lehre vom Plankton, vor allem dem der Binnengewässer. Von Begeisterung für sein Arbeitsgebiet beseelt, auf dem er seit mehr als zwei Jahrzehnten arbeitet, sucht ZACHARIAS das Interesse breiterer Kreise für das bunte Leben zu gewinnen, das unsere heimischen Gewässer bergen. Die Aufzählung der häufigsten Tier- und Pflanzenformen des Plankton wird durch Erörterung der allgemein biologischen Verhältnisse des Süßwassers unterbrochen, so daß das Ganze glatt lesbar ist. Die Abbildungen sind leider großenteils recht grob. A. PÜTTER (Göttingen).

Kanitz, Aristides, Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien. Biol. Centralbl., Bd. 27, 1907, p. 11—25.

Idem: Auch für die Frequenz des Säugetierherzens gilt die R. G. T.-Regel. PFLÜGER's Arch., Bd. 118, 1907, p. 601—606.

Für eine Reihe biologischer Prozesse ist in den letzten Jahren der Nachweis erbracht worden, daß ihre Geschwindigkeit mit steigender Temperatur nach einem Exponentialgesetz zunimmt, und daß die Beschleunigung etwa dieselbe ist, die bekannte chemische Reaktionen erfahren, d. h. daß eine Temperaturerhöhung um 10° die Geschwindigkeit auf das Zwei- bis Dreifache hebt.

KANITZ berechnet für die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Schlagfrequenz des Säugetierherzens nach vorliegenden Versuchen anderer Autoren die Faktoren Q_{10}, und findet in bestimmten Intervallen Werte, die etwa zwischen 2 und 3 liegen. Methodisch wichtig ist der Nachweis einer derartigen Temperaturwirkung, wenn es sich darum handelt zu entscheiden, ob ein bestimmter Vorgang durch chemische Reaktionen oder rein physikalische Bedingungen, z. B. Oberflächenspannungen zustande kommt, denn nur auf chemische Reaktionen hat die Temperatur einen derartig gewaltigen Einfluß.

Biologisch besonders wichtig, aber vorläufig noch keiner exakten Analyse zugänglich sind die Fälle, in denen Q_{10} einen ganz anderen, als den üblichen Wert hat. An der oberen oder unteren Lebensgrenze finden sich bedeutende Abweichungen, nämlich entweder abnorm hohe Werte: z. B. $Q_{10} = 13$, oder abnorm niedrige, ja häufig negative Werte. Für

die Theorie des Stoffwechsels erscheint besonders wichtig, daß die verschiedenen Reaktionen, die im Stoffumsatz eines Organismus vorkommen, nicht alle ein gleiches Q_{10} haben, so daß Temperaturänderungen den Anteil verändern müssen, den die einzelnen Reaktionen am Gesamtstoffwechsel nehmen. A. PÜTTER (Göttingen).

Fuhrmann, Franz, Vorlesungen über Bakterienenzyme. Jena 1907, G. Fischer, 136 S., 9 Abbild., 5 graphische Darstellungen.

In der Klasse der Bakterien sind so ziemlich alle chemischen Fähigkeiten zu finden, die überhaupt der lebendigen Substanz zukommen, und so hat eine Darstellung, wie die vorliegende, die ein wichtiges Kapitel aus der Biochemie der Spaltpilze behandelt, Anspruch auf allgemein physiologisches Interesse.

An dem Beispiel der Bakterienenzyme kann man sehen, welche gewaltige Rolle im Stoffwechsel die organischen Katalysatoren, die Enzyme überhaupt spielen. Der Verf. hat es sorgsam vermieden, den realen Boden des Experimentes zu verlassen und chemische Umsetzungen, die von lebenden Bakterien vollbracht werden, deren enzymatische Natur aber nicht nachweisbar ist, mit aufzuführen, so daß man aus dem Buch eine vortreffliche Übersicht über die Umsetzungen im Bakterienstoffwechsel gewinnt, die schon heute getrennt vom intakten lebendigen System durch Enzyme bewirkt werden können.

Die Einteilung bietet keine Besonderheiten, die Literatur ist ausführlich berücksichtigt, so daß ein tieferes Eindringen in den Gegenstand sehr erleichtert ist. A. PÜTTER (Göttingen).

Oltmanns, Friedrich, Morphologie und Biologie der Algen. II. Band. Allgemeiner Teil. Jena, G. Fischer, 1905.

Im Jahre 1904 ist diesem zweiten Teile der erste „spezielle Teil“ vorausgegangen, welcher eine Beschreibung der einzelnen Gruppen der Algen enthält. Der zweite Teil ist die Ergänzung des ersten, allgemeinere Fragen behandelnd. Seit über 20 Jahren besitzen wir kein zusammenfassendes Werk über Algen. Es ist daher mit Freude zu begrüßen, daß ein Forscher, dem wir eine Reihe grundlegender Einzelarbeiten aus diesem Gebiete verdanken, vor der Aufgabe nicht zurückgeschreckt ist, die gerade in den letzten Jahren immens angewachsene Algenliteratur kritisch zu einem Handbuch zu verarbeiten. Jedem, der jetzt über Algen arbeitet, wird dieses großangelegte Werk ein unentbehrlicher Wegweiser sein. Den Physiologen ist insbesondere der vorliegende zweite Teil zu empfehlen. Derselbe beginnt mit dem Versuch, die einzelnen Algenfamilien in ein einheitliches System zu bringen. U. a. sagt OLTMANNS: „Damit verlegen wir die Wurzel der verschiedenen Stämme in das Reich der Protisten und lassen aus diesen differente Reihen aufsteigen, die mit Flagellaten beginnen und mit echten Algen endigen, wir verzichten aber darauf, genau zu präzisieren, wo die Grenze zwischen Algen und Flagellaten sei; das ist oft ganz unmöglich usw.“ — „Erst innerhalb der auf obigem Wege gebildeten Reihen wird nach der Sexualität gefragt. Dies geschieht unter der Annahme, daß der Geschlechtsakt nicht die Errungenschaft einer einzigen Familie unter den Algen oder Pilzen sei, von welcher er dann

auf alle anderen übergegangen wäre, sondern daß die Sexualität in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederholt und unabhängig entstand. Daraus folgt dann weiter, daß sich in jeder großen Gruppe ein Fortschritt von einer vielleicht anfänglich noch dürftigen Isogamie zur Oogamie vollzogen habe." — Das zweite Kapitel enthält die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane. Es beschäftigt sich zunächst mit den Schwärmern, deren feinerer Bau, Entwicklung und Entleerung besprochen wird. Darauf folgen Spermatozoiden und Spermatien, die Entwicklung des Eies, die Befruchtung und schließlich Homologien, die zwischen einzelnen Gruppen bestehen. In Kapitel III finden wir das wichtigste über die Algenzelle. Hier werden über Zellwand und Zellinhalt (Protoplasma, Zellkerne, Centrosomen, Karyoide, Chromatophoren, Vakuolen) eingehende Mitteilungen gemacht. Die nächsten Kapitel beschäftigen sich mit rein physiologischen Fragen. Kapitel IV behandelt die Ernährung der Algen (anorganische Nährstoffe, Gasaustausch, Atmung, Assimilation des Kohlenstoffes, Assimilate und Reservestoffe, und zwar stickstofffreie und stickstoffhaltige, sowie ferner organische Nahrung). Kapitel V befaßt sich mit den Lebensbedingungen. Dabei werden das Substrat, Wasserbewegung, Zusammensetzung des Mediums, Temperatur und Beleuchtungseinflüsse besonders besprochen. Das nächste, das VI. Kapitel wird vorzüglich Physiologen interessieren, welche sich mit Planktonforschung beschäftigen. Hier werden die verschiedenen Vegetationsperioden der Algen abgehandelt (Benthos, Plankton, Ursachen der Periodizität, Dauerzustände usw.). Im siebenten Kapitel wird der Reizerscheinungen gedacht. Zunächst behandelt OLTMANNS die Richtungsreize, unter denen er Phototaxis und Phototropismus, Geotaxis und Geotropismus, Chemotaxis, Thermotaxis und Thermotropismus und Berührungsreize behandelt. Von formativen Reizen beschäftigen die Beeinflussung der Vegetationsorgane durch die Außenwelt, sowie die Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Außenwelt. Kapitel VIII und IX handeln vom Polymorphismus (darunter versteht der Verfasser „die unrechtmäßige Vermengung differenter Spezies") und den Generationswechsel der Algen. Ein weiteres Kapitel versucht zwischen Gestaltung und Lebensweise ursächliche Beziehungen herauszufinden, es handelt von den verschiedenartigsten Anpassungserscheinungen (Strauch- und Baumform, Gallertbüsche, Peitschenformen, Netzalgen, Blattformen, Sackformen, dorsiventrale Algen, Polster, Scheiben und Krusten, Epiphyten, Endophyten und Parasiten, Planktonformen, Algen außerhalb des Wassers, Symbiose: Flechten, Symbiose von Algen und Tieren). Das Schlußkapitel XI enthält eine äußerst praktische Zusammenstellung der verschiedensten Arbeits- und Untersuchungsmethoden, es bespricht den Fang, Transport und die Kultur der Algen und gibt einen Überblick über die vorhandenen Arbeitsstätten. — Leider kann wegen der Kürze des Raumes eine weitere Besprechung als diese Überschau über den Inhalt des OLTMANNS'schen Werkes nicht gegeben werden. Es wäre zu hoffen, daß die Botanik ein ähnliches, kritisch durcharbeitetes Werk über die Pilze aufwiese. W. F. BRUCK (Gießen).

Koernicke, M., Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., 1905.

Nachdem bereits die früheren Untersuchungen des Verf. und anderer Autoren „Über die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf den pflanzlichen Organismus, hier besprochen wurden, sollen die letzten Ergebnisse, welche die cytologischen Verhältnisse in bestrahlten Objekten behandeln, noch kurz registriert werden. An oberirdischen Sprossen konnte Koernicke nach erreichtem Wachstumsstillstand äußerlich eine Veränderung gegenüber gleich großen normalen Exemplaren nicht wahrnehmen. (Wie früher erwähnt, hört nach einer für einzelne pflanzliche Objekte bestimmbaren Zeit der Bestrahlung die Wachstumstätigkeit auf.) An Wurzeln, die noch über die Norm dicker erschienen, zeigten sich jedoch mannigfache innere Veränderungen. Eine derartige Wurzel erscheint äußerlich gewellt und kontrahiert. Verf. nimmt an, daß Dickenzunahme und Wellung auf eine durch innere Spannungsdifferenzen hervorgerufene Kontraktion zurückzuführen ist. Auffallend war ein beträchtliches Vorrücken der Gefäßelemente nach der Spitze zu, die normalerweise etwa 20 mm hinter derselben endigen, bei bestrahlten Objekten aber bis zu 0,8 mm von der Spitze verliefen. Es ist dies eine charakteristische Erscheinung für durch irgend welche Einflüsse (z. B. Eingipsen) im Wachstum gehemmte junge Pflanzenteile. Während Wurzelhaube und Epidermiszellen verloren gehen, verschwindet der reiche plasmatische Inhalt der Meristemzellen der Wurzelspitze. Diese Zellen gehen in Dauergewebe über. In den Plerom- und Periblemzellen finden sich auch Veränderungen, die jedoch je nach dem Grade der Betrachtung und der Entwicklung des Versuchsobjektes verschieden stark sind. Dabei zeigte sich eine schädigende Wirkung auf die sog. chromatischen Bestandteile des Kerns. Die Kerne der vegetativen Zellen erwiesen sich viel widerstandsfähiger als die Pollenmutterzellen. — Die Beobachtung, daß aus bestrahlten Pollenmutterzellen hervorgegangene Pollen seinen Plasmainhalt einbüßen, glaubt Koernicke nur indirekt auf die Strahlenwirkung zurückführen zu müssen. Das Cytoplasma einer Zelle, deren Kern getötet oder vielleicht auch nur so stark geschädigt wurde, daß er nicht mehr seine Funktion ausüben kann, vermag eben nach Beraubung des Zentrums der Stoffumwandlung nicht mehr lebensfähig zu bleiben. W. F. Bruck (Gießen).

Raehlmann, E., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Jena, G. Fischer, 1907. 58 Seiten, 16 Textfiguren.

Einen Beitrag zur Theorie der Licht- und Farbenempfindung auf anatomisch-physikalischer Grundlage nennt der Verfasser seine Auseinandersetzungen, zu denen er hauptsächlich durch die bekannte Tatsache angeregt zu sein scheint, daß die rezipierenden Elemente des Wirbeltierauges und einer ganzen Reihe einfacher Sehorgane bei Wirbellosen vom Licht abgewandt „invertiert“ (Th. Beer) liegen. Hieran knüpft er das Problem: „Wie kann der Lichtreiz als ein (Äther) Bewegungsreiz eine Nervenerregung hervorbringen, die gegen den Reiz aufsteigt“? Der physiologische Sinn dieser Frage ist dem Referenten dunkel geblieben und ebenso die Beweisführung, die in dem Satze gipfelt, daß im Wirbeltierauge das von außen einfallende Licht für die Empfindung gar nicht in Betracht kommt, sondern nur jenes Licht, das an der Grenzfläche zwischen

Außen- und Innengliedern der Maculazapfen reflektiert wird. Die anschließenden Erörterungen über die Funktion des Tapetum schweben völlig in der Luft, da dem Verfasser unbekannt zu sein scheint, daß eine Schicht von Mikrokristallen nicht als Spiegel wirkt, sondern nur diffuses Licht gibt und daß außerdem ein Hohlspiegel von Objekten, die innerhalb seiner Brennweite liegen, keine reellen Bilder vor, sondern nur virtuelle hinter seiner Fläche erzeugt. Auf alle einzelnen Irrtümer einzugehen, erscheint zwecklos. A. PÜTTER, Göttingen.

Simon, S., Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen, sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Band XLIII, 1906.

Während des Winters tritt eine Zeit ein, in der bei Holzgewächsen sowie einer Reihe von Stauden der gemäßigten Zone das Wachstum der einzelnen Organe auf ein Minimum herabgedrückt wird (Winterruhe). An dieser Erscheinung ist aber weniger die niedrige Temperatur des Winters schuld, vielmehr scheint sie tief in der Organisation der Pflanze begründet zu sein. Viele Versuche haben gezeigt, daß man wohl durch gewisse Außenbedingungen die Ruheperiode zu einem gewissen Grade zurückdrängen kann, eine völlige Ausschaltung läßt sich aber nicht erzwingen. Der dänische Pflanzenphysiologe JOHANNSEN erreichte zwar durch ein geistreiches Experiment, mittels vorübergehender Betäubung durch Äther oder Chloroform das Austreiben resp. Blühen von Holzpflanzen während des Beginns sowie am Ende der Ruheperiode, bewies aber damit gleichzeitig, daß wohl eine Einschränkung derselben möglich, ihre gänzliche Ausschaltung dagegen nicht durchführbar ist (z. B. Flieder). Aber nicht alle physiologischen Funktionen hören während der Ruheperiode auf. Stoffwechselprozesse, Atmungstätigkeit, sowie bestimmte Wachstumserscheinungen treten auf. Da bisher eine die letzteren Erscheinungen behandelnde übersichtliche und kritische Zusammenstellung fehlte, hat sich der Verf. der Aufgabe unterzogen. Durch eigene Untersuchungen hat er dabei versucht, den zeitlichen Verlauf der einzelnen Reaktionen während der Dauer der Ruheperiode zu ermitteln. Die Ruhezeit erscheint dann nicht mehr als ein Zeitabschnitt vollkommener Untätigkeit, sondern nur als eine Periode, in der nur bestimmte Wachstumsfunktionen infolge der Konstellation innerer Bedingungen zum Stillstand gekommen sind, während die Mehrzahl der physiologischen Funktionen ihren Fortgang nehmen, resp. wieder realisierbar werden. Der zweite Teil der Arbeit behandelt dann die Atmungstätigkeit der Holzgewächse während der Hauptphasen des Jahres.

Der Verf. kommt zu folgenden Resultaten:

1. Bei Knospen- und Dickenwachstum konnte eine ausgeprägte autogene Ruhe festgestellt werden. Beim Wurzelwachstum ist die Ruhe nur eine teilweise. Bei Wundreaktionen, insbesondere bei der Callusbildung aus dem Cambium, ist eine Ruheperiode überhaupt nicht zu konstatieren.
2. Auch für die Atmung der Holzgewächse besteht keine Ruheperiode. Unter günstigen Bedingungen kann sie während des Winters sogar eine ziemlich hohe Intensität erreichen. Das Ausmaß

der Atmung wird nach Verf. Ansicht nicht nur durch die Größe der für die jedesmaligen Wachstumsleistungen erforderlichen Betriebsenergie, sondern neben der zur Erhaltung des lebendigen Getriebes im Protoplasten erforderlichen Intensität auch durch die Menge des disponiblen veratembaren Reservematerials bestimmt. Eine längere Frostperiode hat eine gesteigerte Atmungstätigkeit zur Folge, welche diejenige zur Zeit der Hauptcambialtätigkeit erreichte.

W. F. BRUCK, Gießen.

Boldyreff, W. N., Die Anpassung der Verdauungsorgane an die Eigenschaften der ihre Tätigkeit anregenden Reize (Schlußfolgerungen aus den im Laboratorium Prof. J. P. Pawlow gefundenen physiologischen Tatsachen.) Stuttgart 1907.

Da nahezu ein Dezennium verflossen ist, seit PAWLOW uns eine zusammenfassende Darstellung über die Arbeit der Verdauungsdrüsen gegeben hat, so ist es freudig zu begrüßen, wenn ein langjähriger Mitarbeiter und Schüler PAWLOW's es unternimmt, uns über den gegenwärtigen Stand dieses Wissensgebietes Bericht zu erstatten. B. unterstützt seine Ausführungen durch eine Reihe anschaulicher Bilder und Tabellen, die es auch dem Nichtphysiologen leicht machen, in dieses interessante Gebiet der Physiologie Einblick zu gewinnen.

Die Untersuchungen der PAWLOW'schen Schule beschäftigen sich vorzugsweise mit der Funktion der Verdauungsdrüsen. Speicheldrüsen, Magen, Leber, Pankreas und Darmdrüsen erfahren in gleicher Weise eingehende Behandlung, aber nicht nur im einzelnen, sondern auch in ihren Beziehungen zueinander, zur Darmbewegung und zum Organismus als einem Ganzen.

Die Menge des von einer Verdauungsdrüse sezernierten Saftes sowie der zeitliche Verlauf der Sekretion steht in nächster Beziehung zur Menge und Art der Nahrung. Werden große Nahrungsmengen zugeführt oder ist sie schwer verdaulich, dann ist die Tätigkeit der Drüse gesteigert, die Sekretion erstreckt sich über längere Zeit und der Drüsensaft ist reich an wirksamen Fermenten. Die sezernierte Saftmenge erweist sich auch als abhängig vom Wassergehalt der Nahrung. Je wasserreicher (verdünnter) die Nahrung, um so geringer die Menge des Sekretes. Jedoch nicht nur die Nahrungszufuhr regt die Tätigkeit der Drüsen an, auch psychische Beeinflussungen rufen eine gesteigerte Funktion hervor, so genügt bloßes Zeigen von Nahrungsstücken, der Geruch der Nahrung, ja selbst der Klang einer Glocke, wenn er während früherer Fütterungen häufig erklungen ist, um eine starke Sekretion hervorzurufen.

Das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Verdauungsdrüsen zueinander sowie zur Darmbewegung wird am besten durch die Beziehungen zwischen Magen, Pankreas und Darmdrüsen illustriert. Der Pförtner des Magens öffnet sich nur bei alkalischer Reaktion des Dünndarmes. Tritt nun saurer Magensaft in den Dünndarm ein, so bleibt der Pförtner so lange geschlossen, bis die Reaktion wieder alkalisch geworden ist. Diese wird dadurch erzielt, daß durch den sauren Magensaft eine reichliche Sekretion alkalischen Pankreassaftes angeregt wird; dieser kann nun seine volle Wirk-

samkeit erst entfalten, wenn er durch fermentartige Stoffe des Darmsaftes aktiviert worden ist.

Nur durch diese feine Anpassung an die Nahrungsreize und das gegenseitige Zusammenarbeiten, wird eine weitgehende Ausnützung der Nahrung zugunsten des Organismus ermöglicht.

FRÖHLICH (Göttingen).

Sherrington, Ch. S., The integrative Action of the nervous system. Newyork 1907.

Das Werk S. enthält soviel Ausgezeichnetes, daß es dem Ref. schwer wird, das Wichtigste daraus hervorzuheben. Da sich S.'s Ausführungen zum größten Teil auf Versuche am Zentralnervensystem von Affen, Hunden und Katzen stützen, so wird das Buch stets eine ausgezeichnete Grundlage für das Studium der speziellen und vergleichenden Physiologie des Zentralnervensystems höher stehender Tiere abgeben.

Drei Punkte wären vielleicht hervorzuheben; es ist die hier zuerst auf breiterer Basis vertretene Synapsentheorie, dann das von S. entdeckte Prinzip der letzten gemeinsamen Strecke und die Antagonistenreflexe, die in ihrer großen Bedeutung eine weitgehende Würdigung erfahren.

Indem S. zwischen den einzelnen Konstituenten des Nervensystems Trennungsflächen annimmt, stellt er sich offenbar auf den Boden der Neuronentheorie und wird dadurch sicher bei den Anhängern der Kontinuitätslehre Anstoß erregen, aber auch die Vertreter der Neuronenlehre werden ihm nicht vollkommen beistimmen können, denn S. nimmt als Sitz der für das Zentralnervensystem charakteristischen Vorgänge nicht die Ganglienzellen, sondern physikalisch wirksame Trennungsflächen (Synapsen) zwischen den einzelnen Neuronen an.

Von allergrößter Wichtigkeit ist das Prinzip der letzten gemeinsamen Strecke. Während jede zentripetalleitende Faser nur einen Privatweg für die von ihrem sensiblen Endorgan kommenden Erregungen vorstellt, ist das motorische Neuron eine letzte gemeinsame Strecke, die von den verschiedensten Privatwegen aus unter Einschaltung mehr oder weniger gemeinsamer intermediärer Strecken erregt und gehemmt werden kann. Diese letzte gemeinsame Strecke spielt namentlich bei den Antagonistenreflexen eine große Rolle.

Der Antagonistenreflex besteht darin, daß von antagonistisch wirkenden Muskeln nur immer die einen in Tätigkeit sein können, während die anderen gehemmt sind. Sind z. B. die Streckmuskeln der hinteren Extremität in Tätigkeit, so werden die Beugemuskeln des gleichen Beines gehemmt, gleichzeitig können die Beuger der anderen hinteren Extremität innerviert werden. Entsprechende Beziehungen bestehen auch zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten und zwischen den Erregungen der Muskeln von der Großhirnrinde aus. In dieser außerordentlichen Wechselseitigkeit der Innervation liegt die Bedeutung des Antagonistenreflexes für die koordinierte Funktion des ganzen Nervensystems. Vielleicht kommt diesem Prinzip auch in der psychischen Betätigung eine wichtige Rolle zu. (Ref.) FRÖHLICH (Göttingen).

Referate.

Burkhardt, H., Vorlesungen über die Elemente der Differential- und Integralrechnung und ihrer Anwendung zur Beschreibung von Naturerscheinungen, Leipzig 1907.

In Erkenntnis der Bedeutung des mathematischen Wissens für die beschreibende Naturwissenschaft hat es B. unternommen eine Einführung in die Integral- und Differentialrechnung zu schaffen, die es auch dem Nichtmathematiker ermöglicht, sich mit diesen Methoden vertraut zu machen. Die Darstellung ist in Form eines Dialoges, mit Frage, Antwort und Einwand gehalten und erleichtert ungemein das Verständnis des behandelten Themas. Das Büchlein sei den Biologen bestens empfohlen.

FRÖHLICH (Göttingen).

Alfred Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Jahrg. XXV, 1907.

Untersuchungen über die Keimungsbedingungen der Wasserpflanzen führten den Verfasser dazu, die Frage zu klären, ob durch bestimmte chemische Reize die Keimung der Samen gefördert werden könnte. In dieser Vermutung wurde Verfasser durch einige z. T. sich auf Jahre erstreckende Keimversuche bestärkt. Folgende Beispiele seien herausgegriffen:

Von 1400 gut gereiften Samen einer Sagittaria-Species, welche im Herbst 1905 in reines Wasser gebracht wurden und durch öftere Spülung auch immer in reinem Wasser verblieben, so daß ich keine niederen Organismen einfinden konnten, keimten bis zum 14. August 1906 ein einziger. „Eine andere Ernte von 1892, 1320 Samen, hatte in neun Sommern, bis März 1902, nur 37 Keime gegeben, obgleich die Samen immer in Wasser sich befanden, die letzten 5 Winter sogar in geheiztem Zimmer."

Versuche an einem sehr reichen Material anderer Wasserpflanzen, Sagittariaarten, Sparganiumarten, Alisma Plantago, Potamogeton, Hippuris, Scirpus, Nymphaea, Nuphar usw. lieferten übereinstimmend ähnliche Resultate.

Durch die biochemischen Vorgänge im Teichschlamm werden verschiedene Stoffe erzeugt, von denen eine Reizwirkung ausgehen konnte. „Bac. prodigiosus, aus Schlamm isoliert und in einer Nährlösung mit

2 Proz. Rohrzucker und 0,5 Ammonsulfat als N-Quelle kultiviert, säuert diese Lösung in wenigen Tagen.“ Es keimten darin verschiedene Samen. Wurden ohne besondere Impfung Samen verschiedener Wasserpflanzen in die gleiche Nährlösung gebracht, so keimten die Samen, nachdem Bakterien und Pilzmycelien sich entwickelt und die Lösung gesäuert hatten. Zunächst wurde der Einfluß von Gärungssäuren vermutet und tatsächlich gab Milchsäure hohe Keimprozente der untersuchten Pflanzen. Das Resultat der weiteren Untersuchungen des Verf. sei hier vorweggenommen: Nicht das spezifische Säuremolekül oder sein Anion übt den Reiz aus, sondern alle Säuren wirken durch ihr H-Ion ihrer Azidität entsprechend. Ebenso kräftig ist die Reizung welche vom Hydroxylion der starken Alkalien, KOH und NaOH ausgeht. A. Fischer erläutert dann, ehe er seine Ergebnisse tabellarisch festlegt, einige Versuche, die die Wirkung stark verdünnter Säuren bei langer Dauer veranschaulichen. Folgende Einzelheiten seien noch herausgegriffen: Ein Versuch mit destilliertem Wasser zeigt, daß nicht ganz zweistündige Zufuhr höherer Temperatur genügt um die Keimung deutlich anzuregen. Die neutralen Salze Chlornatrium, Chlorkalium, salpetersaures Kalium, neutrales oxalsaures Kalium, saueres oxalsaueres Kalium, Mono- und Dikaliumphospat fördern die Keimung in derselben Weise, wie destilliertes Wasser. Doch waren die mit neutralen Salzen behandelten Samen nicht tot, vielmehr keimten sie nach Zufuhr von H- oder OH-Ionen, so gut als ob sie gar nicht behandelt gewesen wären. Ganz anders wirkte das saure Oxalat, — fast so hoch wie in 0,15 Mol. Oxalsäure sind die Keimprozente, bedingt durch die freien H-Ionen in der Lösung des saueren Salzes. Im Monokaliumphosphat sind H-Ionen, im hydrolysierten Dikaliumphospat OH-Ionen und nicht das Kalium oder die phosphorhaltigen Gruppen die Keimerreger.

Ebenso wie die Wasserstoffionen der stärksten und mittelstarken Säuren wirken die Hydroxylionen der starken Alkalien. Die Wasserstoffionen der Mineralsäuren bringen zwar allgemein hohe Prozente hervor, doch geben die Zahlen noch keine Übereinstimmung mit der elektrischen Leitfähigkeit. — Bezüglich der interessanten Ergebnisse mit Fettsäuren (Ameisensäure), Trichloressigsäure, Oxyessigsäure, Oxalsäure, Schwefelwasserstoffwasser, Kupfersulfat, Sublimat usw. müssen wir auf den Originaltext verweisen. — Eine weitere Frage, ob die durch H- und OH-Ionen hervorgebrachte Reizung durch entsprechende Behandlung beseitigt oder wenigstens eingeschränkt werden kann, wird noch gestreift. — Verf. setzt seine Untersuchungen fort. W. F. Bruck (Gießen).

Kunze, Gustav, Über Säureausscheidung bei Wurzeln und Pilzhyphen und ihre Bedeutung, Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. 22, Heft 3, 1906.

Über die Frage nach den Sekreten der Pflanzenwurzeln liegen seit langher Literaturnotizen vor. In neuerer Zeit hatten sich insbesondere Molisch und Czapek mit diesem Gegenstande beschäftigt. Ersterer stellte fest, daß Wurzelsekrete an organischer Substanz (z. B. Elfenbeinplatten) auflösende Wirkung hervorrufen können. Er zeigte weiter, daß

außer dem von früher schon bekannten Reduktionsvermögen der Wurzel, derselben auch ein oxydierender und fermentativer Charakter zukomme. CZAPEK hat mehr die chemische Natur der Wurzelsekrete untersucht und hierbei als ernährungsphysiologisch wichtigsten Bestandteil die Kohlensäure festgestellt. Diese und andere Untersuchungen hat der Verfasser nachgeprüft, berichtigt und ergänzt. KUNZE glaubt, daß den Pilzen eine bedeutend größere bodenaufschließende Wirkung innewohne, als den höheren Pflanzen. Bei Mycorrhizenbildung (Verpilzung = Symbiose von Pilzen mit Wurzeln) wird daher auch die höhere Pflanze aus der stärkeren Zerlegungsfähigkeit des Bodens durch die Pilze Nutzen ziehen. In Übereinstimmung mit CZAPEK findet Verfasser, daß freie Mineralsäuren in den Wurzelsekreten höherer Pflanzen nicht vorliegen. Vielmehr auf ausgeschiedene organische Säuren ist die Säurewirkung dieser Sekrete zurückzuführen. Da die hervorgebrachte Säure Bodenmineralien angreift, besitzt sie somit auch ernährungsphysiologische Bedeutung. Bei verschiedenen Pflanzen sind nur geringe Mengen von Säure nachweisbar, offenbar spielen bei ihnen biologische Eigentümlichkeiten mit, welche eine Ausscheiduug von Säuren nicht benötigen. W. F. BRUCK (Gießen).

A. Giardina, I muscoli metamerici delle larve di anuri e la teoria segmentale del Loeb. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, herausg. von W. ROUX, Bd. 23, Heft 2, 1907, pag. 259—323.

Aus verschiedenen Gründen ist die vorliegende Abhandlung GIARDINA's hier besonders zu erwähnen, namentlich aber, weil sie durchweg physiologische Fragen enthält und den Versuch eines Zoologen darstellt, bei der individuellen Entwicklung der Tiere nicht nur die Vorgänge der Gestaltänderung der Organe, sondern auch die Funktionen der sich entwickelnden Organe zu betrachten und zur Lösung dieser oft schwierigen Fragen physiologische Methoden und Kenntnisse heranzuziehen. Es besteht ja heute kein Zweifel mehr darüber, daß die vergleichende Physiologie mit ihren von den Physiologen bisher ausgearbeiteten Forschungsmethoden und den durch sie gewonnenen Anschauungen über die verschiedenen Lebensvorgänge allmählich die bisher hauptsächlich getriebene vergleichende Anatomie ergänzen muß. Das entspricht eben dem normalen Entwicklungsgang der biologischen Wissenschaften, wie er ja auch in bezug auf das Verhältnis von Anatomie und Physiologie des Menschen zum Ausdruck gekommen ist. Für die Zoologie ist diese Entwicklung nur eine Frage der Zeit.

Es ist deshalb seitens der Physiologie mit Freude zu begrüßen, wenn ein Zoologe sich, wie im vorliegenden Falle, vornimmt, physiologische Fragen, Methoden und Kenntnisse in sein Forschungsgebiet zu übertragen.

Wie es aber fast immer bei solchen ersten Versuchen der Fall ist, so sind auch die Ergebnisse, zu denen G. gelangt, für den Physiologen nicht völlig befriedigend, da manche Fehler bei den Beobachtungen, besonders aber bei den Deutungen untergelaufen sind. Sehen wir zu, was G. beobachtet hat und zu beweisen sucht und zwar an der Hand der von ihm selbst am Ende der Abhandlung gegebenen Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Untersuchung wurde an Kaulquappen von Discoglossus pictus angestellt.

2. Wenn man mittels eines Querschnittes einen Embryo oder eine eben aus dem Ei geschlüpfte Larve in zwei Stücke schneidet, so kann sich, wie das bereits von anderen Anuren bekannt ist, jedes Stück für sich entwickeln. Unter anderem entwickeln sich in jedem Stück auch die Muskeln und es treten deutliche Muskelbewegungen auf. Larven, welche geköpft werden, ehe sich die Beziehungen zwischen Hirn und Rückenmark hergestellt haben, werden spontaner Ortsbewegungen fähig. In dem Maße wie der Schnitt weiter gegen die hinteren Körperbezirke hin fällt, ist die Spontanität der koordinierten Bewegungen des hinteren Stückes immer weniger ausgesprochen und zeigt sich schließlich nicht mehr, wenn das Stück lediglich den Schwanz oder einen Teil desselben umfaßt. Wie beschränkt aber auch immer die isolierte Portion sein mag, immer ist dieselbe fähig zu reflektorischen, koordinierten Bewegungen, welche auch zu Ortsbewegungen werden können, selbst wenn es sich nur um einen Teil der Schwanzanlage handelt. Das läßt sich noch besser zeigen, wenn man, anstatt kleine Stückchen isoliert wachsen zu lassen, ihnen Gelegenheit gibt, sich durch Transplantation auf den Körper anderer Larven vollständig zu entwickeln (Methode von Born).

3. Wenn man bei einer in der Entwicklung bereits weiter fortgeschrittenen Larve mit einem bereits in voller Funktion stehenden Schwanze mittels eines Querschnittes einen Teil des Schwanzes oder auch den ganzen Schwanz isoliert, so ist dieser Schwanzteil nicht zu koordinierten Gesamtreflexen fähig und infolgedessen auch nicht zu Ortsbewegungen. Diese Unfähigkeit beruht nicht auf einem Operationsshock, sondern auf der Unterdrückung der nervösen Verbindungen mit dem weiter nach vorn gelegenen Rückenmarkstractus, d. h. auf dem Zustand funktioneller Unterordnung, in dem sich normalerweise das Schwanzmark gegenüber dem Lendenmark befindet.

4. Werden derartige Schwänze bzw. Schwanzteile, mittels der Transplantationsmethode, durch eine genügend lange Zeit am Leben erhalten — jedoch vor den nervösen Normaleinflüssen des Haupttieres geschützt — so können dieselben die Fähigkeit erlangen, koordinierte Bewegungen auszuführen, wie die korrespondierenden Stücke, welche man isoliert sich entwickeln ließ, auszuführen nicht imstande sind (vgl. Nr. 2).

5. Da also der Einfluß eines Operationsshocks ausgeschlossen ist, so ist es klar, daß es sich um die Erwerbung einer neuen Eigenschaft handelt, um einen Prozeß der Selbstregulation, der die Konstitution einer neuen funktionellen Einheit zum Ziele hat.

6. Diese funktionelle Regulationen isoliert entwickelter Stücke sind nicht von Dauer. Wenn wir sie durch das Hilfsmittel der Transplantation über die Grenzen ihrer eigenen Lebensfähigkeit hinaus am Leben erhalten, indem wir zugleich Sorge tragen, daß ihr eigenes Rückenmarck mit dem ihres Trägers nicht in direkte Beziehung tritt, so beginnt bereits in der oben beschriebenen Regulationsperiode eine Phase, in der alle metameren Muskeln des transplantierten Stückes in einen beständigen Zustand spontaner,

rhythmischer Kontraktionen geraten. Derartige rhythmische Bewegungen weisen auf eine Vernichtung des Regulationsvermögens hin, da sie untereinander nicht koordiniert sind und auch jede koordinierte Bewegung unmöglich machen.

7. Die spontanen rhythmischen Kontraktionen sind auf eine besondere Tätigkeit des Rückenmarks zurückzuführen und zeigen sich nicht an Stücken, die man ohne Rückenmark sich entwickeln läßt.

8. Spontane rhythmische Kontraktionen lassen sich an den metameren Schwanzmuskeln von Kaulquappen jedes Stadiums, selbst von nahe vor der Metamorphose stehenden, hervorrufen. Man gelangt dadurch zum Ziel, daß man ein Schwanzstück in Gegenlage mit dem Schwanz einer anderen Kaulquappe verheilen läßt. Es zeigen sich dann die rhythmischen Phänomene an dem transplantierten Stück viele Tage nachher.

9. Die spontanen rhythmischen Bewegungen treten um so leichter auf, je kleiner die Zahl der Metameren ist, welche das Stück umfaßt. Sie sind vorzüglich segmentale Erscheinungen, die einzigen bei Skeletmuskeln bisher konstatierten wirklichen segmentalen Bewegungen (Loeb).

10. Aus allen diesen Tatsachen geht hervor:

a. Die Rückenmarksreflexe und ihr anatomischer Substrat etablieren sich in unabhängiger Weise in den einzelnen Segmenten des Körpers. Das ist der allein richtige Gedanke in der Segmenttheorie von Loeb.

b. In gleichem Schritt mit der Differenzierung der Organe und der Gewebe treten wechselseitige Abhängigkeiten sowie mancherlei Unterordnungen der segmentalen Zentren untereinander auf, speziell eine Unterordnung der Zentren des Schwanzmarkes unter die des Lendenmarkes.

c. Die anfängliche Unabhängigkeit der einzelnen funktionell zusammenhängenden Zentren zeigt sich keineswegs in normalen Leben, aber sie erleichtert die Selbstregulation der isolierten Stücke, in welchem Niveau auch der Schnitt angelegt wird. Sie wird zur virtuellen Unabhängigkeit.

d. Diese virtuelle Unabhängigkeit kann in der Tat zu einer wirklichen werden, aber die zugehörigen Funktionen der einzelnen Segmentzentren sind nicht Reflexbewegungen, sondern spontane Bewegungen rhythmischen Charakters, inkohärent und nicht koordinierbar.

e. Wenn daher irgendwelche koordinierte Bewegung möglich sein soll, so muß notwendigerweise jede Manifestation jener segmentalen Spontanität unterdrückt werden, wie sie in der Tat während des ganzen Lebens unterdrückt ist.

f. Das normale Nervenleben setzt sich nicht einfach aus der Summe der segmentalen Funktionen zusammen. Von den ersten Stadien der Entwicklung an treten nichtsegmentale Faktoren auf, welche wechselseitige Abhängigkeiten und Unterordnungen zwischen den verschiedenen Segmentzentren einführen und die Koordination bzw. die Regulation zum Zwecke der Koordination ermöglichen.

Soweit Giardina. Und nun eine kurzgefaßte kritische Prüfung seiner Beobachtungen und Annahmen. Ich brauche zunächst kaum den Umstand hervorzuheben, daß die vom V. zur Bezeichnung der von ihm gemachten Erfahrungen gewählte Nomenklatur vielfach nicht sehr ge-

eignet erscheint. Im allgemeinen scheint der Verf. die „technischen“ Ausdrücke der Physiologie nicht zu kennen, wie ja auch seine physiologischen Kenntnisse über den Gegenstand mancher Lücken aufweisen.

Auf diese mangelnden Kenntnisse ist es jedenfalls auch zurückzuführen, daß in der Darstellung so viel Unsicheres, Unbestimmtes und Vages über die Eigenschaften des Zentralnervensystems herrscht, gleich als wenn es sich um geheimnisvolle Eigentümlichkeiten handelte, die näher zu definieren unmöglich ist. Das tritt besonders hervor in den Begriffen der „Selbstregulation“ „Spontanität“ in den Vorstellungen von den Beziehungen zwischen den einzelnen Rückenmarkszentren, d. h. von der „Unterordnung“ „virtuellen Unabhängigkeit“ usw., deren sich G. zum Verständnis und zur Auslegung seiner Beobachtungen bedient. Mit solchen verschwommenen Begriffen können wir nicht viel anfangen; wir betrachten es ja als einen großen Fortschritt in unserer Wissenschaft, gerade die Periode, in der man dem Zentralnervensystem solche unklaren, geheimnisvollen Eigenschaften zuschrieb, durch eine folgerichtige Analyse der Erscheinungen überwunden zu haben.

Sehen wir von diesem Mangel der theoretischen Ausführungen G.s ab und betrachten wir das von G. vorgebrachte Beobachtungsmaterial von unserem Standpunkt aus, so ist Folgendes zu bemerken:

Es sind hauptsächlich zwei Tatsachen, die von G. beobachtet worden sind. Die eine (3) besteht darin, daß nach Abtrennung eines Schwanzteiles einer schon weit entwickelten Kaulquappe dieser abgetrennte Teil zunächst keine reflektorischen koordinierten Schwimmbewegungen ausführt, und somit, da dieses Ausbleiben von Reflexen nicht von dem Traumashock abhängt, ergibt sich daraus, daß das Zentrum der hier in Betracht kommenden reflektorischen Schwimmbewegungen oberhalb der Schnittstelle liegt, d. h. im Lendenmark, eine Annahme, die auch dadurch bestätigt wird, daß diese Reflexe fortdauern, wenn der Schnitt höher fällt.

Wird nun aber (4) diesen abgetrennten Schwänzen Zeit und Möglichkeit für die Weiterentwicklung durch Transplantation, oder durch nur unvollständige Abtrennung vom Körper gegeben, so beobachtet man, daß sie nach einiger Zeit wieder reflektorische koordinierte Schimmbewegungen auszuführen imstande sind. Die nächstliegende Erklärung hierfür wäre die, daß die Zentren dieser Schwimmbewegungen sich im medialen Teil des Schwanzes *regeneriert* haben. Man weiß ja, daß verstümmelte embryonale Gebilde zunächst die verloren gegangenen Teile zu regenerieren suchen. Im vorliegenden Falle hat übrigens schon Harrison den tatsächlich an der Schnittfläche zur Beobachtung kommenden, regenerierten Stumpf als Rumpf gedeutet. G. hält denselben jedoch mit Morgan für einen neuen Schwanz (Heteromorphose), allerdings ohne diese Annahme näher zu begründen.

Wenn es sich nun tatsächlich, wie ich glaube, um regenerierte Zentren für die Schwimmbewegungen des Schwanzes handelt, dann kann man nicht mehr von einer „Erwerbung einer neuen Eigenschaft“ von einem „Prozeß der Selbstregulation, der die Konstitution einer neuen funktionellen Einheit zum Ziele hat“ reden. Jedenfalls mußte G. den Einwand der Regeneration der diesbezüglichen Zentren zuerst widerlegen, ehe er solch

wundersame Annahme aussprach. Das Experimentum crucis wäre auch nicht schwierig, denn er brauchte bloß den regenerierten Teil wegzuschneiden, um zu sehen, ob mit der Trennung die wiedererlangte Fähigkeit der Schwimmbewegungen verschwand.

Die zweite Tatsache, die G. beobachtet hat, ist die, daß (6) diese wiedererlangte Fähigkeit der Schwimmbewegungen des Schwanzes früher oder später wieder verschwindet, und daß dieses Verschwinden mit eigentümlichen rhythmischen fibrillären Zuckungen der verschiedenen Muskeln einhergeht. Die von G. gegebene Deutung dieser unkoordinierten fibrillären Zuckungen, die augenscheinlich nur auf Entartungsvorgängen in den zugrundegehenden Zentren beruhen, ist eine so gezwungene und unbegründete, daß es überflüssig erscheint, auf dieselbe näher einzugehen.

Baglioni (Rom).

Freundlich, H., Kapillarchemie und Physiologie. Dresden 1907.

Die Wichtigkeit und weite Verbreitung der Fermentreaktionen, ihre auffallende Analogie mit den Reaktionen der Toxine, Antitoxine, Agglutinine usw. und die Erkenntnis der Möglichkeit die große Reihe dieser Erscheinungen auf Grund der Fortschritte der Colloidchemie zu verstehen, erweckt bei Vielen den Wunsch die wichtigsten Prinzipien der Colloidchemie in ihrer Anwendung auf die Physiologie kennen zu lernen. Einem solchen Wunsche kommt der Vortrag F.'s entgegen. F. definiert die Colloidchemie als eine Kapillarchemie, die sich mit den Eigentümlichkeiten der Oberflächenenergie an irgend einer Grenzfläche zweier Phasen, sei sie flüssiggasförmig, festgasförmig oder festflüssig, und dem Zusammenhang mit anderen Energiearten, vor allem der thermischen, chemischen und elektrischen beschäftigt. Ein wichtiges Phänomen, das bei Untersuchung der Beziehungen zwischen chemischer und Oberflächenenergie auffällt, ist die Erscheinung der „Adsorption“. Bringt man einen festen Stoff mit stark entwickelter Oberfläche und mit einer Veränderungen zugänglichen Oberflächenspannung in ein Gas oder eine Lösung, so tritt meist eine Konzentrationsabnahme des Gases oder gelösten Stoffes ein, und die verschwundene Menge findet sich an der Oberfläche wieder. Dabei entwickeln sich gut definierte Gleichgewichtserscheinungen. Das Wesentliche der Adsorptionserscheinungen liegt nun darin, daß kleinen Konzentrationen in der Lösung sehr große an der Oberfläche entsprechen. Dadurch wird die starke Wirksamkeit verdünnter Lösungen verständlich. In den Kreis der Adsorptionserscheinungen gehört auch der für die Physiologie bedeutsame Vorgang der Quellung. Es wird Wasser an der großen Oberfläche der quellungsfähigen Substanzen adsorbiert. Es tritt hier nur die Komplikation auf, daß der quellungsfähige Stoff während der Adsorption seine Oberfläche ändert. Außerdem ist der Einfluß von Elektrolyten auf die Quellung ein großer.

In den Kreis der physikalischen Chemie fallen auch die periodischen chemischen Vorgänge, die ja auch der Organismus in ausgedehnter Weise verwendet und deren Erklärung dem Biologen große Schwierigkeiten bereitet. Alles was unter Assimilation, Dissimilation zusammengefaßt wird, ist ja Ausdruck periodischer, chemischer Reaktionen. Diese werden aber

nur möglich, weil die physiologischen Vorgänge in einem heterogenen Systeme verlaufen, weil Oberflächeneinflüsse eine Rolle spielen. Alle periodischen, chemischen Reaktionen, die bekannt sind, verlaufen an Grenzflächen, so auch die neuerdings von BREDIG untersuchte, periodische Kontaktkatalase des Wasserstoffsuperoxydes an Quecksilberoberflächen.

Die Einführung der Oberflächen und Oberflächenenergie begünstigt die Verwendung kleiner Mengen, kleiner Räume, beansprucht keine schweren Massen und gestaltet so die Entstehung der Quellungs- und Kapillarelektromotore der Organismenwelt. FRÖHLICH (Göttingen).

Harrisson, Ros. G., Beobachtungen über die Entwicklung der Nervenfaser. The Amerikan Journ. of Anatomy, Vol. VII, Nr. 1, June 1907.

— Experimente über die Transplantation von Gliedern und ihre Beziehungen zum Problem der Entwicklung der Nervenfasern. The Journ. of experiment. Zoology, Vol. IV, Nr. 2, June 1907.

H.'s Untersuchungen befassen sich mit einer Reihe von Entwicklungsfragen des Nervensystems, die schon durch HENSEN, BRAUS, BANCHI u. a. eingehende Behandlung erfahren haben.

Die Versuche über die Entwicklung der Nervenfaser wurden in der Weise angestellt, daß Stücke eines Froschembryos, die Teile des Nervensystems enthielten, in einen Tropfen frischer Froschlymphe eingebracht wurden, der nach seinem Gerinnen auch zur Fixation des resezierten Stückes diente. Solche Stücke konnten, unter aseptischen Kautelen behandelt, selbst 4 Wochen am Leben erhalten werden und boten günstige Objekte zur Beobachtung der Entwicklung der Nerven. Nicht nur, daß die Nerven zur weiteren Entwicklung kamen, sie bildeten auch Fortsätze, die in den Lymphtropfen hineinwuchsen und sich in ihm verzweigten. Die Fortsätze bestanden meistens aus hyalinen Protoplasma mit varikösen Ausbuchtungen, in einzelnen Fällen ließ sich eine leichte fibrilläre Streifung und eine geringe Granulierung erkennen. Besonders bemerkenswert war die amöboide Bewegung, welche die verbreiteten Enden der Auswüchse deutlich erkennen ließen. Derartige Bildungen kamen auch an normalen Embryonen zur Beobachtung, während sie bei resezierten Stücken, die kein Nervensystem enthielten, immer fehlten. In anderen Versuchen wurden normalen Embryonen in die Nähe ihres Nervensystems mit Lymphe gefüllte Kapillaren eingeheilt; auch in diese hinein ging das Auswachsen der Nervenfasern vor sich. Es ist klar, daß derartige Versuche außerordentlich beweisend für das Auswachsen der Nerven aus den Nervenzellen sind und eine ausgezeichnete Stütze der Neuronentheorie vorstellen. Als eine weitere, wichtige Stütze der Neuronenlehre sind die Untersuchungen H.'s über die Transplantation von Extremitätenanlagen und die Entwicklung ihrer Nervenversorgung anzusehen.

H. unterzieht, bevor er seine eigenen Untersuchungen bespricht die Arbeiten von BRAUS und BANCHI einer eingehenden Kritik. BRAUS vertritt bei der Auslegung seiner Versuche die HENSEN'sche Lehre, die annimmt, daß die Nervenzentren mit ihren Endorganen von Beginn an

durch Zellbrücken in Zusammenhang stehen und die Nerven sich unter der Wirkung funktioneller Reize durch Differenzierung dieser Verbindungen entwickeln. BANCHI dagegen steht ganz auf dem Standpunkt des plurizellulären Ursprunges der Nerven.

BRAUS stützt seine Ausführungen auf folgende Beobachtungen. Wird einem Embryo eine Extremitätenanlage eines anderen Tieres an irgend einer Körperstelle transplantiert, so entwickelt sie sich weiter und erhält ein Nervensystem, das, obwohl es nur mit den Nerven der Einpflanzungsstelle verbunden ist, eine vollkommen normale Verteilung aufweist. Daraus schließt BRAUS auf die Eventualität von Bahnen, die den Nerven vorgebildet sind, ohne darauf zu achten, daß in den transplantierten Knospen schon Nerven enthalten sind, die, wenn sie schon nicht mit den Nerven der Implantationsstelle verwachsen, im Falle ihrer Degeneration als chemotaktischer Reiz auf auswachsende Nerven wirken (FORSSMAN).

Gegen die zweite Angabe BRAUS', daß nervenlos transplantierte Stücke auch nervenlos bleiben, führt H. seine eigenen Experimente an, in welchen der Nachweis eines normalen Nervenplexus gelang.

Eine dritte These BRAUS' behandelt die größere Nervendicke in den transplantierten Extremitäten. Die große Faserzahl kann nur durch Fasern bewirkt sein, die sich in den Extremitäten selbst entwickelt hätten; zu diesen wären noch die neuen Nervenverbindungen gekommen. Die Vermehrung der Fasern kann nach H. jedoch auch dadurch zustandekommen, daß von den Zentren des Gastwirtes an das implantierte Gewebe Fasern herantreten, die sich peripher durch Teilung vermehren und so teils mit den schon vorhandenen Nervenfasern Verbindungen eingehen, teils neue Verbindungen herstellen. Eine solche periphere Vermehrung der Nervenfasern ist durch die Untersuchungen von DOGIEL, GRANDRY, RAMON y CAJAL und RETZIUS sichergestellt.

H. schließt seine Ausführungen gegen BRAUS mit dem Hinweis, daß in dessen Experimenten kein Punkt aufzufinden sei, der nicht durch das Auswachsen der Nervenfasern aus den Ganglienzellen erklärt werden könnte. Noch weniger gesichert seien die BANCHI'schen Annahmen. Vor der großen Zahl seiner Experimente seien im ganzen zwei, in welchem eine Verbindung der neugebildeten Nervenfasern mit den Zentren nicht nachgewiesen werden konnte.

Von den H.'s eigenen Untersuchungen sind namentlich diejenigen hervorzuheben, die sich mit der Transplantation von sicher nervenlosen Extremitätenanlagen befassen. Einem Embryo wird die Rückenmarksanlage hinter den Ohrbläschen kurz nach Schluß des Medullarrohres entfernt Werden nach 8 Tagen die Extremitätenanlagen von derartig operierten Tieren untersucht, so erweisen sie sich als nervenlos und doch entwickeln sie sich auf normale Individuen überpflanzt, zu normal innervierten Extremitäten. Die nervenlos gemachten Embryonen können ihrerseits durch Transplantation auf normale Embryonen längere Zeit am Leben erhalten werden; auf solche Individuen überpflanzte Extremitätenanlagen zeigen bei Abwesenheit einer nervösen Verbindung mit den Zentren des Gastwirtes keinerlei Anlage nervöser Gebilde. Nur in der Verbindung mit Ganglien-

zellen und durch dieselben kann es zur Entwicklung eines funktionierenden peripheren Nervensystems kommen. FRÖHLICH (Göttingen).

C. v. Pirquet u. B. Schick, Die Serumkrankheit. Leipzig und Wien, Deuticke, 1905, gr. 8°, 144 S.

Es erscheint etwas spät, diese aus der Universitätskinderklinik zu Wien hervorgegangene Monographie jetzt noch zu besprechen und es mag auch unnötig scheinen, dies an diesem Ort zu tun. Aber in ihr sind auf Grund eines großen, vortrefflich durchgearbeiteten Beobachtungsmaterials einige Ideen ausgesprochen, die allgemeine Geltung in der Biologie beanspruchen und diese Gedanken haben sich in der Zwischenzeit schon bewährt und sind durch neue Beobachtungen bestätigt worden.

Die Verf. beschäftigen sich mit den Krankheitserscheinungen, die nach Einführung von artfremdem Blutserum mit Umgehung des Verdauungstractus bei Säugetieren, insbesondere beim Menschen, beobachtet werden. Den Namen Serumkrankheit erhielten diese Erscheinungen, als sie unmittelbar nach der Einführung des Diphtherieheilserums in die Praxis öfter beobachtet wurden; damals glaubten viele Ärzte, das wirksame Antitoxin als ihre Ursache ansehen zu müssen, denn es war vergessen, daß fast 2 Jahrzente früher bei den Versuchen mit Bluttransfusion die entsprechenden Erscheinungen schon beobachtet worden waren. Sobald es gelungen war, noch höherwertiges Diphtherieheilserum in die Praxis einzuführen, und deshalb im allgemeinen nur geringe Serummengen und einmalige Gaben eingespritzt wurden, wurden diese Krankheitserscheinungen wieder selten und geringfügig und wenig beachtet. Die Verf. dagegen haben eine sehr reiche Erfahrung, weil in der Wiener Kinderklinik ausgedehnte Versuche mit Antistreptokokkenserum, das in viel größeren Dosen verwendet wurde als das Diphtherieheilserum, angestellt wurden und auch häufig Anlaß war, prophylaktische und wiederholte Impfungen mit antitoxischem Diphtherieserum vorzunehmen. Da die spezifischen Antikörper der Sera für diese Erscheinungen ohne Bedeutung sind, alle die Heilsera aber von Pferden stammten, so ergab sich ungewollt ein Beobachtungsmaterial, das fast planvollen Versuchsreihen gleichkommt, indem große und kleine Serumgaben in wechselnder Reihenfolge und den verschiedensten Zwischenzeiten aufeinanderfolgten. Durch Versuche an Ärzten und Kaninchen haben die Verf. dieses Material noch zu ergänzen versucht.

Die Erscheinungen der Serumkrankheit — 1. örtliches Ödem an der Injektionsstelle und 2. nach kürzerer oder längerer Zeit folgende Allgemeinerscheinungen, hauptsächlich Fieber, Ausschläge, Ödeme, Gelenkschmerzen, treten anscheinend so regellos in Stärke und Kombination untereinander auf, daß frühere Bearbeiter durchaus keine Gesetzmäßigkeit aus den Beobachtungen ableiten konnten. Die Verf. trennen nun scharf die Erscheinungen, die nach einer ersten und die nach wiederholten Injektionen auftreten.

Nach einer ersten Injektion sind die örtlichen Erscheinungen meist minimal. Die allgemeinen Erscheinungen treten fast ohne Ausnahme erst zwischen dem 8. und 12. Tage und ziemlich plötzlich auf. In der Ausdehnung und der Schwere besteht eine große Mannigfaltigkeit; einerseits

sind die Sera verschiedener Pferde verschieden toxisch und vor allem ist frisches Pferdeserum toxischer als gelagertes oder durch vorsichtiges Erhitzen inaktiviertes. Andererseits ist die Empfänglichkeit der Menschen sehr verschieden; einige Beispiele sehr ähnlichen Verlaufes bei Geschwistern inmitten der sonstigen Mannigfaltigkeit zeigt die Bedeutung dieses Umstandes. Und durch diese beiden Faktoren wird der 3., wichtigste, die Menge des eingespritzten Serums, in seiner Wirkung stark beeinflußt. Den Zusammenhang der einzelnen Symptome miteinander stellen die Verf. in übersichtlichen Kurvenbildern dar; dabei haben sie auch besonders die vorher wenig beachteten Symptome allgemeiner Ödeme (auffallende Gewichtszunahme trotz geringer Nahrungsaufnahme und meist ohne jedes Zeichen einer Nephritis), allgemeiner Lymphknotenschwellung (beginnend in den der Injektionsstelle benachbarten Knoten) und das bis dahin unbekannte Symptom einer starken Leukopenie beachtet; letzteres äußert sich in einer oft sehr bedeutenden Abnahme der polynukleären Leukocyten, der meist ein rascher Wiederanstieg ihrer Zahl mit der Besserung folgt.

Die Dauer dieser Erscheinungen, 1—14 Tage und mehr, ist von der Größe der Serumgabe abhängig, der Zeitpunkt des Beginns aber nicht — er tritt nie vor dem 6. oder nach dem 12. Tage ein, am häufigsten etwa am 10.; bei den länger dauernden Fällen lassen sich mehrere Schübe oder richtige Rezidive unterscheiden.

Ganz anders liegen die Dinge bei wiederholter Serumeinspritzung: Die Verf. unterscheiden dabei „die sofortige Reaktionsfähigkeit“ und die „beschleunigte Reaktion“. Bei der ersteren treten sogleich im Anschluß an die neue Injektion ein mächtiges lokales Ödem, bis zur 200fachen Menge der eingespritzten Flüssigkeit, und zugleich Allgemeinerscheinungen, Fieber, Exanthem und andere auf, häufig stürmisch und beängstigend, klingen aber auch meist schon am 2. Tage ab. Bei der beschleunigten Reaktion treten solche Erscheinungen erst nach Tagen, aber rascher als nach der ersten Impfung auf — meist am 6. Tag. Sofortige und beschleunigte Reaktion können zusammen vorkommen, so daß zwischen ihnen ein etwa 2tägiges Intervall liegt, aber auch jede allein.

Die Verf. finden nun, daß das Auftreten der sofortigen und beschleunigten Reaktion abhängig ist von der ersten Impfung. Je größer die Serumgabe bei der ersten Impfung war, desto sicherer treten diese Reaktionen auch bei kleinen neuen Gaben auf, unabhängig davon, ob und wie stark der Organismus das erstemal reagiert hat; oft ist die spätere Reaktion viel kräftiger, trotz geringerer Dosis. Aber absolute Zahlen, welche ersten Dosen wirksam sind, lassen sich nicht angeben, bei der Variabilität der Sera und der individuellen Empfindlichkeit. Viel deutlicher ist der Einfluß der Zeit: eine sofortige Reaktion ist fast immer zu erwarten 14 Tage bis 4 Monate nach einer vorhergehenden Impfung; nur selten kommt sie noch früher oder später vor. Die beschleunigte Reaktion tritt mit einiger Sicherheit erst 2 Monate nach der ersten Impfung auf und die Disposition dazu scheint dann Jahre lang anzuhalten; zuweilen kommt sie auch schon vor Ablauf des ersten Monats vor. Erfolgt die 2. Injektion vor Ablauf der normalen Inkubationszeit, vor dem 10. Tag,

so ist der Ablauf anscheinend ganz so, als ob nur eine, die erste, Injektion, aber mit entsprechend größerer Dosis stattgefunden hätte.

So kann man von der ersten Injektion ausgehend ganz bestimmte Perioden im Zustand des Organismus unterscheiden: Die Inkubationszeit, die Zeit für den Ausbruch der normalen Reaktion, die Zeit der sofortigen Reaktion, der sofortigen und beschleunigten und endlich als neuen langdauernden Zustand die Zeit der beschleunigten Reaktion.

In einem 3., mit S. 107 beginnenden Teil, behandeln die Verf. die Theorie der Serumkrankheit. Sie gehen von der älteren Hypothese eines Zusammenhangs zwischen Präzipitinbildung und Serumkrankheit aus und besprechen zuerst fremde und eigene Beobachtungen über das Auftreten der Präzipitine im Blutserum, auch solche bei Kindern, bei denen sie die Serumkrankheit beobachtet haben. In Übereinstimmung mit v. Dungern stellen sie fest, daß bei wiederholter Injektion das zweitemal die Präzipitinbildung viel früher und rascher erfolgt als nach der ersten Injektion und daß sich zugleich, trotz des reichlichen Präzipitingehaltes, noch das fremde Serum als frei im Blut vorhanden nachweisen läßt. Einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen dem durch Präzipitation nachweisbaren fremden Serum und dem Präzipitingehalt einerseits und den Krankheitserscheinungen andererseits können sie nicht finden. Aber indem sie vermuten, daß die durch Präzipitation nachweisbaren Präzipitinogene und Präzipitine nur ein Teil der mit dem artfremden Serum eingeführten Antigene und der dagegen gebildeten Antikörper seien, halten sie sich zur Aufstellung der folgenden Hypothese berechtigt: das Zusammentreffen von Antigen mit Antikörpern im Organismus löse die Krankheitserscheinungen aus; das zeige sich besonders bei der sofortigen Reaktion bei wiederholter Impfung, denn hier werde frisches Antigen in einen reichlich Antikörper enthaltenden Organismus eingeführt. Bei der Erstimpfung werde in der Inkubationszeit erst Antikörper gebildet; wenn dieser nach seiner Bildung noch einen Rest freien Antigens im Körper vorfinde, dann erst treten die Krankheitserscheinungen auf. Längere Zeit nach der Erstimpfung sind die Antikörper nicht mehr vorhanden, aber der Organismus ist so verändert, daß er sie auch auf geringe spezifische Reize hin beschleunigt und in reichlichem Maße wieder bildet; entsprechend tritt die Serumkrankheit bei Wiederimpfung mit verkürzter Inkubationszeit auf. Daß die hier wirksamen Antikörper mit den Präzipitinen identisch seien, erscheint den Verf. wegen der Inkongruenz zwischen den vitalen Reaktionen und den Ergebnissen der Präzipitationsversuche höchst unwahrscheinlich. Jedenfalls reagiert der Organismus viel feiner; und diese Reaktion ist eine spezifische, wie einerseits die Empfindlichkeit gegen kleinste Dosen bei der Wiederimpfung, andererseits Tierversuche lehren, bei denen nur Wiedereinspritzung desselben artfremden Serums eine für die Wiederimpfung charakteristische Reaktion hervorruft.

Auf Grund dieser Versuche glauben Verf. auch die Überempfindlichkeit, auf die besonders französische Forscher, zuerst Arloing, dann Richet und Arthus, die allgemeine Aufmerksamkeit gelenkt haben, aus ihrer Hypothese erklären zu können. Im überempfindlichen Organismus träfe das noch konzentrierte Antigen am Orte der Einimpfung sofort mit

Antikörpern zusammen, bei der Erstimpfung aber erst nach langer Zeit und verdünnt durch die Verteilung im ganzen Organismus mit den inzwischen erst gebildeten Antikörpern — daher der Unterschied der Wirkung.

Sie heben aber auch den Unterschied zwischen der „anaphylaktischen“ Wirkung von RICHET's Kongestin und der des artfremden Serums hervor: ersteres ist schon an und für sich ein Gift, auch bei der ersten Injektion, letzteres wirke nur beim Zusammentreffen mit Antikörpern giftig. Daher könne bei ersterem, das ohne Inkubation krankmachend wirke, die „beschleunigte Reaktion“ nicht zutage treten, da sie ja in der Verkürzung der Inkubationszeit beruhe.

Weiter weisen die Verf. auf die Analogieen bei wiederholter Impfung mit Tuberkulin und anderen toxischen Bakterienprodukten und mit lebenden Bakterien hin, um zuletzt bei den Erscheinungen der Vakzination und Revakzination zu verweilen, die v. PIRQUET zuerst in diesem Sinne verwertet hat: auch hier zeigt sich bei der Revaccination eine Lokalreaktion mit wesentlich verringerter Inkubationszeit, während bei der Erstimpfung die Menge des Impfstoffes ohne Einfluß auf die Dauer der Inkubation ist.

So kommen sie zu folgenden Sätzen: „Die Auffassung, daß die Antikörper, welche vor der Erkrankung schützen sollen, auch die Krankheit bedingen, klingt im ersten Augenblicke absurd. Dies hat darin seinen Grund, weil wir gewohnt sind, in der Erkrankung nur die Schädigung des Organismus und im Antikörper lediglich antitoxische Substanzen zu sehen. Man vergißt zu leicht, daß die Krankheit nur ein Stadium in der Entwicklung der Immunität darstellt und daß der Organismus vielfach nur auf dem Wege der Erkrankung zum Vorteile der Immunität gelangt.“

Den Vorteil, gewissermaßen die teleologische Bedeutung der beschleunigten Reaktionsfähigkeit finden sie bei infektiösen Erkrankungen in folgendem: „Je früher die Reaktion des Organismus erfolgt, desto weniger Zeit hat der fremde Eindringling gehabt, sich zu vermehren, desto rascher wird er in der Entwicklung gehemmt, desto geringer ist der dem Gesamtorganismus zugefügte Schaden.“

„Die beschleunigte Reaktionsfähigkeit ist der bleibende Vorteil, den der Organismus durch das Überstehen der Krankheit erlangt hat.“

„Diese Fähigkeit beruht nicht mehr auf freien Stoffen in den Körperflüssigkeiten, sondern auf einer durch die erste Erkrankung erworbenen Eigenschaft der Zellen, in ihr sehen wir den Ausdruck der zellulären Immunität.“

Ebensowenig wie aber die Verf. die hier behandelte Latenzperiode in der Reaktion des Organismus für die einzige Ursache des Phänomens der Inkubation halten, so wenig wollen sie die eben geschilderte für die einzige Form der Immunität ansehen. Aber „für diese Gruppe von Erkrankungen, als deren Paradigma wir die Vakzine ansehen, besteht sie nicht in einer erworbenen Unempfindlichkeit gegen den Infektionserreger, sondern in der Fähigkeit zur beschleunigten Reaktion.“

In späteren Veröffentlichungen hat v. P. für diese Umstimmung des Organismus, um die Vorstellungen der Nützlichkeit oder Schädlichkeit,

wie sie den Ausdrücken Immunität und Anaphylaxie anhaften, auszuschalten, die neuen Ausdrücke Allergie und allergische Reaktion vorgeschlagen.

Am Anfange ist gesagt, daß die Untersuchungen und Ideen der Verf. schon Früchte getragen haben. Dazu sind die diagnostisch verwertbaren „sofortigen Reaktionen“ der Augenbindehaut auf die Einträufelung von Tuberkulin, die v. PIRQUET und von Typhustoxin, die CHANTEMESSE entdeckt und in die Praxis eingeführt haben, zu rechnen. Außerdem wird über die „Serumüberempfindlichkeit“ jetzt in den verschiedensten Instituten eifrig gearbeitet, ohne daß wir zu einfacheren oder besser begründeten Anschauungen bisher gelangt wären, als zu der hier entwickelten Hypothese. WERNER ROSENTHAL (Göttingen).

Sorauer, Paul, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. vollständig neu bearbeitete Auflage. In Gemeinschaft mit G. LINDAU und L. REH herausgegeben, Berlin, Paul Parey, 1905, 1907, 3 Bände.

Die beiden ersten Auflagen des Werkes hatte SORAUER allein herausgegeben. Infolge des seit dem Erscheinen der zweiten Auflage in ungeahnter Weise angewachsenen Materials hat er zur Bearbeitung der beiden speziellen Teile: Krankheiten, hervorgerufen durch Pflanzen und Tiere, die obengenannten Spezialforscher herangezogen. Während LINDAU die pflanzlichen Erreger im 2. Bande behandelt, folgt im dritten die Besprechung der tierischen durch REH. Physiologen dürfte insbesondere der erste von SORAUER bearbeitete Band interessieren. Er behandelt zunächst allgemeine Fragen, ferner die Krankheitserscheinungen, die durch Witterungseinflüsse, Lage und Beschaffenheit des Bodens sowie durch Eingriffe hervorgerufen werden, die der Mensch mit seinen Kulturbestrebungen ausübt. Das ganze Werk ist unter einem einheitlichen Gesichtspunkt geschrieben. Es legt den „Hauptnachdruck auf die wissenschaftliche Begründung und die Darstellung des organischen Zusammenhanges der zur Erkrankung führenden Lebensvorgänge, also des eigentlichen Wesens der Krankheit“. Unter diesem Gesichtspunkte sind bei den einzelnen Krankheitsfällen nicht nur die spezifischen Erreger oder erregenden Umstände angeführt worden, vielmehr sind sämtliche bei einer pathologischen Erscheinung mitsprechenden prädisponierenden Verhältnisse — mögen nun äußere Einflüsse oder in der Konstitution der Nährpflanze liegende Eigentümlichkeiten im Spiele sein — in die Darstellung mit einbezogen worden. Diese Betonung der Prädisposition führt dazu, daß auch bei parasitären Krankheiten Entwicklungsgeschichte und Angriffsweise des Parasiten nicht mehr, wie in anderen, diesen Gegenstand behandelnden Werken, die Hauptsache bilden, als vielmehr die bestimmten Umstände, unter denen der Parasit seine Nährpflanze überhaupt nur zu schädigen vermag. Die Erfahrung hat gelehrt, daß die Berücksichtigung dieser Umstände die besten Fingerzeige zur Bekämpfung von Pflanzenkrankheiten geliefert hat und dies ist wichtig, da der Mehrzahl der letzteren nur durch prophylaktische Maßnahmen zu steuern ist. Nicht auf lokaler Bekämpfung oder Abhaltung eines Parasiten, sondern auf Stärkung der natürlichen Immunität und Anzucht widerstandsfähiger Varietäten wird das Hauptgewicht gelegt.

SORAUER setzt in seinem allgemeinen Teile diese Anschauungen näher auseinander. Hierbei werden die Abhängigkeit des Organismus von einer Krankheit, das Wesen des Parasitismus, Krankheitsvererbung und Degeneration usw. besprochen. Von besonderem Interesse für Physiologen werden die Kap. 6 (künstliche Immunisierung und innere Therapie) und Kap. 8 (Prädisposition und Immunität) sein. — In der Phytopathologie hat sich naturgemäß derselbe Ideengang entwickelt, wie in der Medizin, man hat daher, der letzteren folgend, versucht, „die Pflanzen künstlich zu immunisieren, d. h. ihre Körperbeschaffenheit oder Säftemasse derart zu ändern, daß die Parasiten nicht mehr den erforderlichen Nährboden zur Ansiedlung, bzw. zu einer größeren Ausbreitung finden."

Zwei Richtungen sind bereits mit der Ausbauung dieses Arbeitsweges beschäftigt. Die eine versucht, der Serumtherapie folgend, Immunisierungsstoffe, welche von den Parasiten selbst abgeleitet werden, zur Verwendung zu bringen, während die andere bekannte pilz- oder bakterientötende Mineralsalze zur Desinfizierung der Pflanzen benutzt. In den Kapiteln befindet sich eine übersichtliche Darstellung der Arbeiten von METSCHNIKOFF, LAURENT, BEAUVERIE und RAY. — Ein weiteres Kapitel befaßt sich mit der Geschichte der Phytopathologie. Aus den bisher erschienenen Heften der beiden anderen Bände werden die durch Bakterien hervorgerufenen Änderungen am Pflanzenkörper interessieren, sowie die durch Insekteneinwirkungen hervorgerufenen Gallenbildungen. Das ganze Werk ist mit zahlreichen Abbildungen versehen. W. F. BRUCK (Gießen).

Bemerkungen zu dem Referat über RAEHLMANN: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. (Diese Zeitschr. Bd. VII Heft 2 und 3 pag. 17 des Referat-Teiles.)

In Bd. VII Heft 2 u. 3 findet sich eine kurze Kritik meiner bei G. Fischer Jena soeben erschienenen Abhandlung „Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes" von A. PÜTTER, Göttingen, auf welche zunächst folgendes zu erwidern ist:

Herr A. PÜTTER schreibt, daß ihm der physiologische Sinn meiner Beweisführung „dunkel geblieben" sei. Das ist ihm unbedingt zu glauben, wenn man den weiteren Inhalt des kritischen Referates, in welchem er mir Unkenntnis bezüglich des Reflexes des Tapetums und der optischen Wirkung von Hohlspiegeln unterlegt, berücksichtigt. Der Referent A. PÜTTER sagt: (und das bildet den einzigen Punkt, wo der Referent als Grund seiner Unzufriedenheit mit meiner Abhandlung eine unzweideutige Tatsache anführt) — „daß es mir unbekannt zu sein scheine, daß ein Hohlspiegel von Objekten, die innerhalb seiner Brennweite liegen, keine reellen Bilder vor, sondern nur virtuelle hinter seiner Fläche erzeugt".

Wie soll denn ein Gesichtsobjekt in die Brennweite eines an Stelle des Augengrundes gedachten Hohlspiegels kommen? So etwas Ungereimtes zu behaupten, ist mir nie eingefallen!

Auf welcher Seite die Unkenntnis der optischen Gesetze liegt, überlasse ich der Entscheidung des Lesers! Ein Referent aber, welcher den Aufgaben der physiologischen Optik so fern steht, sollte sich doch füglich der Kritik enthalten.

Weimar, im November 1907. E. RAEHLMANN.

Erwiderung auf die vorstehenden Bemerkungen von E. RAEHLMANN.

RAEHLMANN exemplifiziert zunächst auf das Pecten-Auge und meint, hier würde durch die Linse kein Bild entworfen, sondern die Lichtstrahlen nur konvergent gemacht, das ist völlig unbewiesen und unwahrscheinlich. Weiter dehnt R. dieselbe Anschauung auf die Tapeta der Säugetiere aus: hier ist bekannt, daß ein Bild (dioptrisch) entsteht, welches als „optisches Objekt“ für den angeblichen Hohlspiegel des Tapetum anzusehen ist, das innerhalb seiner Brennweite liegt. Von einem solchen „Objekt“ können in der Stäbchenschicht keine Bilder entworfen werden. Daß dem Autor die Spiegelgesetze bekannt sind, will ich ihm gerne zugeben, jedenfalls aber hat er sie falsch angewandt.

Außerdem wirken Tapeta, d. h. Schichten von Mikrokristallen überhaupt nicht als Spiegel, wie schon in dem Referat deutlich genug betont wurde.

Meine Kritik der RAEHLMANN'schen Arbeit muß ich im vollen Umfange aufrecht erhalten. A. PÜTTER, Göttingen.

Für die Redaktion ist hiermit die Erörterung der vorstehenden Fragen geschlossen. Der Herausgeber.

